

TES01001765 21



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Carlos Vázquez Yanes

SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE ARBOLES TROPICALES DURANTE LA SUCESION SECUNDARIA EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS.



BIBLIOTECA CENTRO DE ECOLOGIA

T E S I S
Que para obtener el Título de
B I O L O G O
p r e s e n t a

PEDRO ELOY MENDOZA HERNANDEZ

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

México, D. F.

1992

Este trabajo se realizó en el Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES) como parte de su programa de becas para tesis de licenciatura.

... ! Se nos han escapado los sentimientos,
casi no volteamos a verte SENOR:
la imprudencia egoista y prepotente
? terminara con la semilla de la vida !.

A: mis

PADRES

Efren Mendoza de los Santos

Gloria Hernández de Mendoza

HERMANOS

Victor Efren y FAM.

Alejandra

Irma

Carlos

Daniel

Veronica Guadalupe

Jorge

Juan

Familiares y Amigos

a ti Janett.

En: *RECUERDO* de

Lichita +
Raul +
Alejandro +
Miguel +
Tomas +
Carlos +
Jorge +

*... Quanto silencio i no i escucho nada
sólo en ocasiones el correr del tiempo
que de la mano del viento juega con mis esperanzas.
El potro joven que cabalga por mi alma
ha estado inquieto y al borde del ansia.
SEÑOR no te vayas acompañame siempre considerame
un servidor útil de la vida, porque vivo estoy para
con mi trabajo llegar a Ustedes.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas aquellas personas del Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES) de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, que de una u otra forma participaron y me ayudaron durante el desarrollo de mi tesis. En particular, agradezco a mi director de tesis, el Dr. Mario González Espinosa y a su grupo de más cercanos colaboradores el Biól. Neptalí Ramírez Marcial, M. en C. Pedro Francisco Quintana Ascencio y Téc. Miguel Martínez Icó, por la ayuda otorgada. Además de ellos, en el trabajo de campo participaron el Biól. Amaury Márquez Gómez, Adolfinia Díaz Rosado, Sofía López Olalde, Gabriela Domínguez Vázquez y el Ing. Ben De Jong, quien también hizo comentarios pertinentes. Este trabajo fue realizado con el apoyo de la Secretaría de Programación y Presupuesto (a través del subsidio al CIES y de la beca que este centro me otorgó), por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través del financiamiento al proyecto de investigación "Ecología de la Regeneración de Árboles en Hábitos Fragmentados de la Selva Lacandona, Chiapas" (P220000R892485) otorgado a M. González Espinosa. El Ing. Juan Manuel Mauricio Leguizamó (Delegado de la SEDUE en Chiapas) y el Arqto. Carlos Silva Rhoads (Director del Centro Regional del INAH en Chiapas), amablemente facilitaron el uso de instalaciones a su cargo en San Javier y Bonampak, respectivamente.

De manera especial agradezco a Fernando Carrillo Arreola por su amistad y apoyo. Asimismo, agradezco al Lic. Salvador Meza Díaz por sus útiles asesorías en aspectos estadísticos y de cómputo. No puedo pasar por alto la ayuda y sugerencias del Dr. Arturo Gómez-Pompa. A la Dr. Silvia Purata Velarde, quien aceptó amablemente ser mi asesora interna. Agradezco de igual manera al Dr. Carlos R. Vázquez Yanes la revisión de este trabajo, y asimismo a la M. en C. Irene Pisanty Baruch y a la Biól. Ma Teresa Valverde Valdés por sus comentarios al texto.

El final de mi trabajo es resultado del apoyo incondicional de mis Padres Efrén Mendoza y Gloria Hernández, de mis Hermanos, Familiares y Amigos. Especialmente la Sra. María Luisa y el Sr. José Rodríguez, quien de todos ellos recibí gran ayuda y energía para finalizar. Nuevamente gracias a todos los que de *buena fe* me ayudaron.

CONTENIDO

RESUMEN

I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	3
1. Sucesión secundaria	3
2. Mecanismos de la sucesión secundaria	4
3. Crecimiento y sobrevivencia de árboles tropicales durante la sucesión secundaria	5
A. Crecimiento	5
B. Sobrevivencia	7
C. Vecindario inmediato	7
III. OBJETIVOS	8
IV. HIPOTESIS	9
V. AREA DE ESTUDIO	9
VI. MATERIALES Y METODOS	10
1. Elección de rodales o sitios	10
2. Especies estudiadas	13
3. Marcaje y mapeo de plántulas y juveniles arbóreos	19
4. Variables evaluadas en plantas	19
A. Plántulas	19
B. Juveniles	20
5. Evaluación de luz	20
6. Análisis	21
A. Plántulas	21
B. Juveniles	22

VII. RESULTADOS	27
1. Composición florística y estructura del vecindario de juveniles	27
2. Crecimiento	30
A. Plántulas	30
B. Juveniles	53
3. Supervivencia	58
A. Plántulas	58
B. Juveniles	58
4. Luz fotosintéticamente activa.....	58
VIII. DISCUSION	62
1. Composición florística y estructura del vecindario	62
2. Crecimiento de plántulas y juveniles	64
3. Supervivencia de plántulas y juveniles	68
IX. CONCLUSIONES	69
X. LITERATURA CITADA	70
XI. APENDICE 1	80

INDICE DE CUADROS

Quadro 1. Abundancia relativa de las especies del vecindario inmediato (%) a los juveniles arbóreos en tres condiciones sucesionales. Se incluyen solamente las 15 especies más abundantes. En el Apéndice 1 se muestra la abundancia de todas las especies encontradas como vecinas de los juveniles arbóreos estudiados. ACA = acahual arbóreo, SMM = selva medianamente madura y SMA = selva madura. BRAL = *Brosimum alicastrum*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., DEAR = *Dendropanax arboreus*, GUGL = *Guarea glabra*, GUSP = *Guarea* sp., POAR = *Poulsenia armata*, PROCO = *Protium copal* y QUFU = *Quararibea funebris*.

..... 28

Quadro 2. Valores iniciales (media \pm error estándar) para todas las especie y condiciones serales de cada una de las variables evaluadas en plántulas (< de 50 cm de altura). AAR = acahual arbustivo, ACA = acahual arbóreo, SMM = selva medianamente madura, SMA = selva madura, N = tamaño de muestra y LHMG = longitud de la hoja más grande.

..... 40

Quadro 3. Resultados de los análisis de covarianza sobre la tasa de incremento mensual de (A) d.a.b., (B) altura, (C) cobertura, (D) longitud de la hoja más grande, (E) número de hojas y (F) número de ramas de plántulas de 12 especies arbóreas en cuatro condiciones sucesionales. Las especies con número de muestra menor de 10 individuos, fueron incluidos en los análisis por jugar importante su participación en los mismos, esto es lo que se refiere aquí como un diseño no balanceado.

..... 42

Cuadro 4. Medias (valor superior) y error estándar (valor inferior), expresados en (%), para las 12 especies ordenadas según los resultados de las pruebas de comparación múltiple de Tukey para las tasas mensuales de incremento en los cuatro estadios serales, en (A) d.a.b., (B) altura, (C) cobertura, (D) longitud de la hoja más grande, (E) número de hojas y (F) número de ramas. En las últimas dos variables los valores negativos de las medias significan reducción neta durante el período de evaluación. BRAL = *Brosimum alicastrum*, BRSP = *Brosimum* sp., BUSI = *Bursera simaruba*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., CUDE = *Cupania dentata*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, DIGU = *Dialium guianense*, GUSP = *Guarea* sp., PROCO = *Protium copal*, PSSP = *Pseudolmedia* sp. y SFMO = *Spondias mombin*. Las líneas indican que las medias no son diferentes con una $P < 0.05$.

..... 46

Cuadro 5. Valores iniciales (media \pm error estándar) de todas las especies y en tres condiciones serales, para el diámetro a un metro de altura (d.a.m.) en juveniles (> 1 m de altura, y $<$ de 5 cm de d.a.p.). AAR = acahual arbustivo, ACA = acahual arbóreo, SMM = selva medianamente madura, SMA = selva madura, N = tamaño de muestra. En el análisis sólo se incluyen aquellas especies que tuvieron tamaños de muestra mayores a 10 ind.

..... 54

Quadro 6. Análisis de covarianza sobre la tasa de incremento mensual de diámetro a un metro de altura (d.a.m.), para siete especies en tres condiciones sucesionales. Sólo se incluyen las especies que tuvieran un tamaño de muestra mayor a 10 ind. y que estuvieran representados en por lo menos dos condiciones.

..... 55

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Poulsenia armata* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo. 31

Fig. 1b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Poulsenia armata* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo. 31

Fig. 2a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Calophyllum* sp. en dos condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura. 32

Fig. 2b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Calophyllum* sp. en dos condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura. 32

Fig. 3a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Protium copal* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo. 33

Fig. 3b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Protium copal* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo. 33

- Fig. 4a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Quararibea funebris* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 34
- Fig. 4b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Quararibea funebris* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 34
- Fig. 5a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Dendropanax arboreus* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 35
- Fig. 5b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Dendropanax arboreus* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 35
- Fig. 6a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Brosimum alicastrum* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 36
- Fig. 6b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Brosimum alicastrum* en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.
 36

Fig. 7a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de <i>Guarea</i> sp. en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.	37
Fig. 7b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de <i>Guarea</i> sp. en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.	37
Fig. 8a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de <i>Calophyllum brasiliense</i> en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.	38
Fig. 8b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de <i>Calophyllum brasiliense</i> en tres condiciones sucesionales SMA = Selva madura, SMM = Selva medianamente madura y ACA = Acahual arbóreo.	38
Fig. 9a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de <i>Guarea glabra</i> en Acahual arbóreo = ACA.	39
Fig. 9b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de <i>Guarea glabra</i> en Acahual arbóreo = ACA.	39
Fig. 10. Tasa mensual de incremento en diámetro a la base del tallo (d.a.b.) de plántulas. ERAL = <i>Ercosimum alicastrum</i> , ERSP = <i>Ercosimum</i> sp., BUSI = <i>Bursera simaruba</i> , CAER = <i>Calophyllum brasiliense</i> , CASP = <i>Calophyllum</i> sp., CUDE =	

- Cupania dentata*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, DIGU = *Dialium guianense*, PROCO = *Protium copal*, PSSP = *Pseudolmedia* sp., SPMO = *Spondias mombin*.
 49
- Fig. 11. Tasa mensual de incremento en altura de plántulas. BRAL = *Brosimum alicastrum*, BRSP = *Brosimum* sp., BUSI = *Bursera simaruba*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., CUDE = *Cupania dentata*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, DIGU = *Dialium guianense*, PROCO = *Protium copal*, PSSP = *Pseudolmedia* sp., SPMO = *Spondias mombin*.
 50
- Fig. 12a-d. Tasa de incremento promedio en las variables evaluadas para plántulas de cuatro especies en las condiciones sucesionales estudiadas.
 51
- Fig. 13. Tasa mensual de incremento en diámetro a un metro de altura (d.a.m.) en juveniles arbóreos. BRAL = *Brosimum alicastrum*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, GUSP = *Guarea* sp., QUFU = *Quararibea funebris*, PROCO = *Protium copal* y POAR = *Poulsenia armata*.
 56
- Fig. 14. Tasa de incremento % en d.a.m. de juveniles arbóreos en tres condiciones sucesionales. BRAL = *Brosimum alicastrum*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, GUSP = *Guarea* sp., QUFU = *Quararibea funebris*, PROCO = *Protium copal* y POAR = *Poulsenia armata*.
 57
- Fig. 15. Sobrevivencia porcentual de especies de plántulas en tres condiciones sucesionales. BRAL = *Brosimum alicastrum*, BRSP = *Brosimum* sp., BUSI = *Bursera simaruba*, CAER = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., CUDE =

Cupania dentata, DEAR = *Dendropanax arboreus*, DIGU = *Dialium guianense*, PROC =
Protium copal, PSSP = *Pseudolmedia* sp., SPMO = *Spondias mombin*.

..... 59

Fig. 16a-d. Luz fotosintéticamente activa (PAR: nanometros) y luz directa
(Sunflecks: microarmstrong/cm²/seg) en cuatro condiciones sucesionales

..... 60

RESUMEN

En el área de Lacanjá-Chansayab, en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, al NE de Chiapas, es posible observar una variedad de etapas de la sucesión secundaria como resultado de la amplia deforestación de selvas altas y medianas perennifolias. Un aprovechamiento silvícola compatible con la conservación de los recursos naturales en esta región requiere del conocimiento sobre la respuesta de las especies de interés económico en diferentes etapas de la sucesión forestal.

En este estudio se evaluó la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas y juveniles de algunas especies arbóreas dominantes (un mínimo de 10 individuos por especie) en sitios replicados de (1) acahual arbustivo, (2) acahual arbóreo, (3) selva medianamente madura, y (4) selva madura. Las especies incluyen: *Guarea glabra*, *Dendropanax arboreus*, *Spondias mombin*, *Cupania dentata*, *Dialium guianense*, *Calophyllum* sp., *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Quararibea funebris*, *Calophyllum brasiliense*, *Poulsenia armata*, *Guarea* sp. y *Pseudolmedia* sp. En los individuos (<50 cm de altura) "plántulas" se registró: diámetro a la base del tallo (d.a.b.), altura, cobertura, número de hojas, longitud de la hoja más grande y número de ramas. En los individuos (>1 m de altura y <5 cm de d.a.p.) "juveniles" se registró el diámetro a un metro de altura (d.a.m.). Se marcaron permanentemente ambos tipos de individuos, además de indagar la posible relación (efectos competitivos) con su vecindario inmediato. El vecindario de los juveniles se caracterizó con la identidad específica, la distancia y el tamaño de los cuatro vecinos más cercanos al individuo marcado, dentro de un radio de 3 m. Se compararon las tasas de incremento de las variables evaluadas, ajustadas con los valores iniciales e índice de vecindario como covariables después de un período de 10-12 meses entre especies y etapas sucesionales.

Las plántulas de las especies estudiadas mostraron cambios proporcionales mayores durante un año de evaluación con respecto a los juveniles. Las condiciones de luz evaluadas en los diferentes sitios, permiten suponer diferencias permanentes entre las condiciones sucesionales estudiadas. Las respuestas de las tasas de incremento en plántulas y juveniles, en los sitios de estudio y con las variables evaluadas, permiten confirmar la información previamente disponible acerca de que *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Cupania dentata* son especies sucesionalmente tempranas en esta zona, mientras que *Protium copal*, *Poulsenia armata*, *Dialium guianense* y *Calophyllum brasiliense* se presentan preferentemente en fases tardías. *Erosimum alicastrum* y *Guarea* sp. mostraron respuestas relativamente plásticas en sus tasas de incremento. El crecimiento individual está influenciado por las condiciones lumínicas, de humedad, recursos disponibles, etc. de cada rodal o sitio, las cuales pueden ser naturales o inducidas por la acción del hombre. La sobrevivencia entre las especies a nivel de plántula fue alta, aunque varió de 60 a 94%. Para el caso de juveniles esta nunca fue menor al 95%, lo que sugiere amplia tolerancia de las especies evaluadas en todas las condiciones sucesionales. El efecto de vecindario merece mayor definición metodológica y mayor duración en su evaluación.

I. INTRODUCCION

Anualmente se alteran en el mundo más de 10 millones de hectáreas de selvas tropicales, lo que pone en riesgo el funcionamiento y conservación de estos ecosistemas. La mayor parte de las selvas se encuentran en países en vías de desarrollo, lo que complica aún más su conservación y manejo (Mauricio Leguizamo *et al.* 1985, Brown y Lugo 1990). México, y en especial el sureste del país, se ha visto envuelto en tal problemática, y en las últimas tres décadas varios estados de esta región han transformado aceleradamente su entorno natural debido a la intensa actividad del hombre. A tal grado ha llegado el deterioro que hoy en día sólo Chiapas, Campeche, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz, conservan remanentes de vegetación alta perennifolia (Gómez-Pompa *et al.* 1987). En Chiapas se conserva aún en la parte noreste una de las regiones de gran diversidad biótica conocida como la Selva Lacandona, con una extensión original de más de dos millones de hectáreas (Lobato González 1981, Mauricio Leguizamo *et al.* 1985).

El Gobierno Mexicano ha propuesto algunas alternativas de conservación en la región lacandona (Lobato González 1981, Mauricio Leguizamo *et al.* 1985) que incluyen la creación en 1978, mediante Decreto Presidencial, de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIEMA), que comprende cerca de 330,000 ha (Lobato González 1981). La RIEMA fue creada para delimitar un área núcleo donde sólo se permiten actividades muy controladas y no destructivas como el ecoturismo y la investigación científica, además de un área de amortiguamiento donde se permiten algunos asentamientos humanos y ciertas actividades productivas. Dentro de los límites de la RIEMA se conserva uno de los mayores relictos de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias de Chiapas y México. No obstante los esfuerzos de protección que se han llevado a efecto en la zona, no ha sido posible detener completamente los procesos no planificados que son comunes en el trópico húmedo mexicano. En la transformación de los ecosistemas de

la Selva Lacandona, que en algunas áreas ha causado daños irreversibles, han participado la deforestación (propiciada en gran medida por los intereses de la ganadería extensiva), la inmigración generada en parte por los proyectos anárquicos de desarrollo, y en menor medida la aplicación de sistemas tradicionales de cultivo, que no consideran la vocación de los terrenos y propician cambios en el ambiente debido a la llamada "agricultura caminante" (Mauricio Leguizamó *et al.* 1985, Gómez-Pompa *et al.* 1985, Balboa 1991).

La comunidad de Lacanjá-Chansayab es uno de los tres mayores asentamientos lacandones que se establecieron en la zona de amortiguamiento de la RIBMA. Debido a la actividad de los pobladores (agricultura nómada, ganadería extensiva, corte selectivo de madera, recolección de "xate" *Chamaedorea* spp., entre otros), se ha generado ahí un mosaico de vegetación secundaria que incluye condiciones sucesionales jóvenes, intermedias y maduras, intercaladas con pequeñas milpas para autoconsumo, plantaciones diversificadas y pastizales inducidos por quemadas anuales.

De estos ecosistemas los árboles son los integrantes más notorios de la selva. Por sus características anatómicas y ciclo de vida ofrecen una gran variedad de recursos y hábitats tanto a especies animales como vegetales (Terborgh 1985, King 1990). Una comunidad arbolada puede mantener por más tiempo y en equilibrio dinámico una gran cantidad de relaciones bióticas y abióticas con los demás elementos del ecosistema, incluido el hombre (Lovejoy *et al.* 1983). Aunque un área arbolada es frecuentemente sometida a disturbios drásticos tanto naturales como inducidos, el restablecimiento de áreas arboladas extensas, aún si no son sucesionalmente maduras, contribuiría a la conservación de los recursos en la RIBMA y sus áreas contiguas.

Como fase inicial de un proyecto más amplio, diseñado para realizarse en el plazo de 4-5 años, relativo a la regeneración natural de árboles en hábitats

fragmentados y que pudieran manejarse con planes silvícolas en el mediano plazo, en este estudio se planteó una de las preguntas más elementales y de indispensable respuesta: ¿Cómo crecen y sobreviven las plántulas y juveniles de algunas especies arbóreas dominantes del dosel en diferentes fases de la sucesión secundaria? El estudio comprendió la evaluación de algunas variables indicadoras de crecimiento en "plántulas" y "juveniles" de especies arbóreas de interés en cuatro condiciones sucesionales durante un período de 10-12 meses. Los términos plántula y juvenil, no son utilizados en este trabajo desde el punto de vista morfológico, los estudios ecológicos utilizan estos terminos sin definirlos, sólo para dar una idea del estadio de una planta joven con o sin cotiledones (Fenner 1987).

II. ANTECEDENTES

1. Sucesión Secundaria

La primera teoría formal de la sucesión ecológica fue propuesta por Clements (1916), quien consideró que el fenómeno es un proceso direccional del desarrollo de la comunidad vegetal que comprende cambios en su diversidad y composición florística, y que culmina en una etapa estable denominada "clímax". Sin embargo, los cambios en la diversidad biológica de un ecosistema no sólo se deben a lo que puede observarse a nivel comunitario. Gleason (1927) propuso que los cambios a nivel individual como (tasas de crecimiento, tasas de sobrevivencia, competencia por espacio, luz, nutrientes, entre otros) determinan en gran medida el rumbo de la sucesión y esos cambios pueden traer como resultado uno u otro tipo de vegetación aparentemente estable.

Durante varias décadas estas dos teorías han sido la base para tratar de comprender el fenómeno de la sucesión (McIntosh 1981). Sin embargo, durante este tiempo se han dado aportaciones relevantes. Tal es la hipótesis de la

"composición florística inicial y el relevo florístico" (Egler 1954), que señala que la sucesión secundaria es muy heterogénea, depende de la composición y estructura vegetal del sitio, y del banco de semillas, además de las condiciones ambientales del lugar. En años recientes se han tomado como punto de partida las revisiones de Drury y Nisbet (1973) y Connell y Slatyer (1977) para la indagación experimental de los mecanismos de reemplazo de las especies durante la sucesión (Clark 1990).

2. Mecanismos de la Sucesión Secundaria.

Los organismos generalmente mantienen complejas interacciones con los factores bióticos y abióticos del ambiente. Las interacciones entre los individuos de las especies coexistentes han sido la base para proponer los mecanismos de reemplazo de las especies en una comunidad determinada (Egler 1954, Drury y Nisbet 1973, Connell y Slatyer 1977). Estos últimos autores propusieron tres mecanismos de reemplazo conocidos como los modelos de facilitación, tolerancia y de inhibición.

El mecanismo de facilitación se refiere a que una especie (o grupo de especies) modifica las condiciones bióticas y abióticas durante su ciclo de vida, de manera que el hábitat se vuelve crecientemente desfavorable a ella al tiempo que permite la entrada a otra u otras especies, reconocidas como tardías sucesionalmente. Por ejemplo, Yeaton (1978) menciona que el arbusto *Larrea tridentata* propicia que en el sitio se establezca *Opuntia leptocaulis*, o en los casos de interacción pastizales y vegetación leñosa. Estas últimas, a su vez, serán desplazadas durante la sucesión mediante un mecanismo similar al que permitió su arribo a la comunidad.

Bajo el mecanismo de tolerancia la secuencia de reemplazo que se observa durante la sucesión se debe en parte a las estrategias adaptativas que cada especie posee y que le permite resistir y competir bajo condiciones ambientales

cambiantes. Tales condiciones propician que los recursos sean más o menos limitantes para las especies que prevalecían anteriormente (p. ej. disminución de algunos nutrientes, luz o humedad, incremento de algún elemento tóxico, etc.). Las especies más tolerantes a las nuevas condiciones terminarán por reemplazar (principalmente por eliminación competitiva) a las menos tolerantes.

El mecanismo de inhibición se da cuando una especie o grupo de especies afectan directamente a otras, ya sea por fenómenos alelopáticos (Rice y Westoby 1982), por disminución de luz y/o nutrientes (Bazzaz 1983), sombra causada por el dosel (Augspurger 1984), o algún otro fenómeno que detenga ó limite el crecimiento de la ó las especies afectadas, lo que provoca el reemplazo de estos individuos por las especies "inhibidoras" o por especies más tolerantes. Este proceso puede ser un caso especial del mecanismo de tolerancia.

Los mecanismos de reemplazo arriba señalados han sido motivo de crítica y revisión por Peet y Christensen (1980) Pickett y White (1985) y por Pickett et al. (1987), quienes arguyen que pueden ser múltiples y simultáneos los mecanismos que determinan la distribución y abundancia de una especie durante la sucesión secundaria.

3. Crecimiento y Supervivencia de Árboles Tropicales Durante la Sucesión Secundaria.

A. Crecimiento.

Los principios del crecimiento de una planta son en su mayoría fisiológicos (fotosíntesis, respiración, translocación, etc.). No obstante, estos procesos pueden enmarcarse en un ámbito ecológico al ser afectados por las condiciones climáticas de cada ecosistema, ecofisiología del crecimiento. (Daniel *et al.* 1982, King 1990, Primack *et al.* 1985, Turner 1990). Algunos factores ambientales que pueden afectar el crecimiento de una planta son la humedad (Augspurger 1984),

la radiación solar (Denslow 1980a, Pearcy 1983), el ciclo de nutrientes (Fenner 1987), y los disturbios naturales (Brokaw 1985a), entre otros. Así, cada sitio tendrá una dinámica de regeneración de su flora en relación con las condiciones ambientales (Gill y Marks 1991). Para el caso concreto de la regeneración de árboles tropicales, Brokaw (1985b) propone dos tipos de árboles diferenciados por sus características de crecimiento durante el proceso de regeneración de claros naturales:

1. Las especies arbóreas pioneras (ó demandantes de luz), son principalmente colonizadoras de sitios perturbados y sus semillas con frecuencia presentan latencia que les permite permanecer en el banco de semillas hasta que sea estimulada su germinación por el aumento y calidad de luz (Vázquez-Yanes 1980, Gómez-Pompa *et al.* 1985), ó por fluctuaciones de temperatura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, 1986). Con frecuencia tienen una acelerada tasa de crecimiento durante los primeros años (Swaine *et al.* 1987). Acumulan poca biomasa, por lo que se dice que sus tejidos son "ecológicamente económicos" (Uhl *et al.* 1982). Su ciclo de vida o edad reproductiva puede ser corto (pioneras de 4-10 años de vida), o relativamente largo (pioneras de 15-30 años de vida).

2. Las especies primarias o (tolerantes a la sombra), germinan y se establecen bajo el dosel cerrado de la selva y mantienen suprimido su crecimiento ("fenómeno de supresión del crecimiento"), hasta la formación de un área abierta (claro) que les permita crecer y completar su ciclo de vida. Acumulan mayor cantidad de biomasa y su ciclo de vida oscila entre los 30 y más de 50 años (Whitmore 1982, Bazzaz 1983). Guevara (1986) menciona que es posible observar otro tipo de clasificación de las especies que se regeneran en las selvas tropicales de México.

B. Sobrevivencia.

Las comunidades vegetales no son permanentes a través del tiempo: siempre existe cambio en el número de especies y de individuos dentro de ellas (Lang y Knight 1983, Turner 1990). La sobrevivencia de los individuos de una especie depende de su capacidad para resistir los cambios bióticos y abióticos del ambiente. En una comunidad vegetal frecuentemente la mortalidad es ocasionada por fenómenos climáticos como sequía, huracanes, deslaves, inundaciones, etc. (White 1979, Foster 1988, Streng *et al.* 1989). Sin embargo, las etapas de plántula y juvenil de las especies arbóreas se ven mayormente afectadas por fenómenos físicos como caída de árboles y ramas (Brokaw 1985a, Martínez-Ramos 1985, Lieberman *et al.* 1985, Clark y Clark 1989). otros riesgos de muerte son ocasionados por actividad biótica, herbivoría, enfermedades, parasitismo y depredación (Augspurger 1984, Denslow 1987). La tasa de mortalidad en las etapas tempranas del crecimiento es alta y puede ser diferente para cada sitio y especie (Bazzaz y Pickett 1980, Augspurger y Kelly 1984, Brokaw 1987, Lieberman *et al.* 1985, Denslow 1987, Lieberman y Lieberman 1987).

C. Vecindario Inmediato

El vecindario inmediato de una planta es difícil de limitar debido a que no hay bordes precisos para las interacciones entre los organismos. Fenner (1987) propone que el vecindario es el conjunto de individuos de la misma o diferente especie alrededor de una planta cualquiera. Las características como (densidad, tamaño, utilización de recursos etc) y la composición florística del vecindario inmediato a una planta determinan los efectos y respuestas de las interacciones entre todos los elementos del vecindario (Weiner 1982, Goldberg 1987, Miller y Werner 1987, Aarssen 1989, McConnaughay y Bazzaz 1990, Pacala y Silander 1990).

Algunas interacciones de las plantas con individuos conoespecíficos o heteroespecíficos pueden ser negativas (p. ej. cuando la alta densidad de vecinos propicia la competencia), lo cual puede reflejarse en la variación de las tasas de crecimiento o sobrevivencia (Mack y Harper 1977, Werner y Caswell 1977, Weiner 1982, Swaine *et al.* 1987, Clark 1990). Por otro lado, las interacciones planta-planta también pueden ser positivas en el caso de que una especie se beneficie con la presencia o cercanía de un vecino conoespecífico o de diferente especie (Oberbauer y Donnelly 1986, Denslow 1987, Swaine *et al.* 1987). La presencia o cercanía de uno o varios vecinos puede aumentar el riesgo de muerte de una planta o alterar su tasa de crecimiento, sobre todo en las etapas tempranas de su desarrollo vegetativo. Sin embargo, aún los árboles adultos están influenciados por las condiciones climáticas y por las tasas de crecimiento de sus vecinos (Goldberg 1982, Putz 1983, Lieberman *et al.* 1985, Clark y Clark 1985, Denslow 1987, Lieberman y Lieberman 1987, Swaine *et al.* 1987).

III. OBJETIVOS

1. Determinar el incremento de las variables evaluadas en plántulas y juveniles de algunas de las especies arbóreas dominantes en cuatro fases sucesionales de la selva alta y mediana perennifolia y subperennifolia de la región de Lacanjá-Bonampak durante un período de 10-12 meses.
2. Determinar la mortalidad de plántulas y juveniles de las mismas especies arbóreas en las diferentes fases sucesionales.
3. Determinar el efecto que pueda existir entre la composición florística y las características del vecindario inmediato (tamaño del vecino y distancia al individuo marcado) con el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas y juveniles evaluados.

IV. HIPOTESIS

1. Las plántulas y juveniles de especies características de sitios perturbados tendrán mayor sobrevivencia y tasas de incremento de las variables, en las fases tempranas de la sucesión.
2. Las plántulas y juveniles de especies arbóreas típicas de fases tardías de la sucesión mostrarán mayor sobrevivencia y una amplia variación en sus tasas de incremento.
3. Las características del vecindario inmediato (tamaño del vecino, distancia al individuo marcado, y especie), de los individuos juvenil tendrán un efecto negativo sobre su crecimiento y sobrevivencia.

V. AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el área de Lacanja-Chansayab y Bonampak, dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIEMA), en la región de la Selva Lacandona, Chiapas (Mapas 1 y 2). Los rodales estudiados se localizaron todos en terrenos planos o ligeramente ondulados de la porción norte de la planicie aluvial del río Lacanjá, a una altitud de 400-475 msnm, entre los 90° 42' y 91° 24' de longitud oeste, y los 16° 31' y 17° 03' de latitud norte.

El clima regional es cálido húmedo (Amw''ig), con régimen de lluvias en verano, y oscilación térmica de 5.4 °C. el mes más cálido se presenta antes del solsticio de verano (García 1988). La temperatura media anual es de 25-26 °C y la precipitación anual promedio es de 1800-2000 mm .


El sustrato geológico de la región lo constituyen series paralelas de conglomerados formados de calizas y areniscas. Los suelos son clasificados como rendzinas negras, con alta proporción de arcilla y baja capacidad de intercambio catiónico (Anónimo 1974).

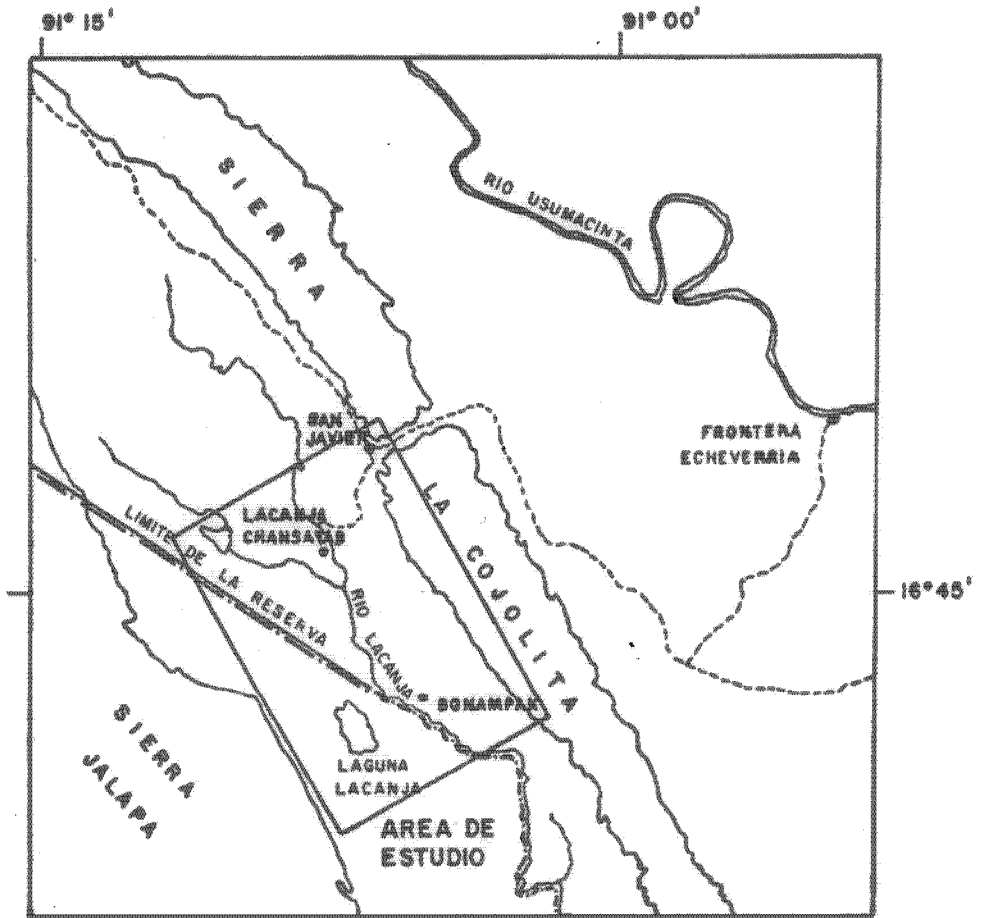
Se ha considerado que la vegetación original más extendida en la llanura aluvial corresponde a selva alta perennifolia (Miranda 1961, Miranda y Hernández X. 1963, Meave del Castillo 1990), aunque son igualmente comunes los elementos más propios de selvas medianas perennifolias e inclusive subperennifolias (Calzada y Valdivia 1979, Quintana-Ascenció *et al.* 1990). Los mayores árboles de la llanura aluvial del río Lacanjá alcanzan alturas de 40-50 m.

Algunos elementos arbóreos del dosel superior de estas selvas son : *Swietenia macrophylla* (caoba o puná), *Terminalia amazonia* (canshán o canolté), *Guatteria anomala* (corcho negro o ijkbat), *Licania platypus* (zapote de mico o itzampí), *Pouteria sapota* (zapote maney), *Brosimum alicastrum* (ramón u osh), *Dialium guianense* (guapaque), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Pithecellobium arboreum*



Mapa 1. Ubicación geográfica del área de estudio.

 Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules.



ESCALA 1:250,000

Mapa 2. Ubicación de los sitios de trabajo.

(frijolillo), *Foulsenia armata* (carne de pescado) y *Calophyllum brasiliense* (leche maría o bari). En el estrato arbóreo medio se encuentran *Quararibea funebris* (majaz), *Protium copal* (copalillo), *Cymbopetalum penduliflorum* (orejuelo), *Nectandra ambigens* (laurel) y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (mamba). En las muy variadas comunidades secundarias que se generan al abandonarse la agricultura de milpa bajo el sistema tradicional de roza-tumba-quema, predominan las especies arbóreas de maderas blandas tales como: *Heliocarpus donnell-smithii* (majagua o jolotzín), *Cecropia obtusifolia* (guarumbo), *Trichospermum mexicana* (majagua) y *Ochroma lagopus* (balsa). En selvas medianamente maduras, o en claros viejos de selvas maduras, participan en el dosel superior *Sporodias mombin* (jobo), *Bursera simaruba* (chacáh) y *Schizolobium parahybum* (guanacaste) (Miranda y Hernández X. 1963, Pennington y Sarukhán 1968, Meave del Castillo 1990, Quintana-Ascencio et al. 1990).

VI. MATERIALES Y METODOS

I. Elección de rodales o sitios

Se eligieron dos sitios como repeticiones de cada una de las siguientes condiciones sucesionales arboladas (asociaciones): (1) acahual arbustivo, (2) acahual arbóreo, (3) selva medianamente madura y (4) selva madura. Los criterios seguidos para diferenciar estas comunidades fueron la composición florística y el diámetro de los individuos, además de las consideraciones siguientes:

- i. Acahual arbustivo. Corresponde a la comunidad que se establece entre 2-7 años después del abandono de la última milpa bajo el sistema tradicional de cultivo roza-tumba-quema (Nations y Nigh 1980); generalmente tienen una extensión menor de una hectárea. Las especies dominantes son arbustos del género *Piper*, y se encuentran también juveniles de especies arbóreas tales como *Trichospermum mexicana*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *Cecropia*

obtusifolia, *Trema micrantha*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Hampea mexicana*, *Spondias mombin* y *Ochroma lagopus*, que son típicas colonizadoras de áreas abiertas (Calzada y Valdivia 1979, Quintana-Ascencio et al. 1990) y ampliamente reconocidas como pioneras en la sucesión secundaria de la selva (Pennington y Sarukhán 1968). Estos rodales son frecuentes sobre caminos, en áreas habitadas o cerca de corrientes de agua, de tal manera que pueden tener un alto aporte de luz durante el día. La humedad relativa es alta en época de lluvias, pero en época de secas puede ser limitante, además de provocarse compactación y grietas en el suelo. Presentan alta densidad de individuos herbáceos y arbustivos, y pocos árboles de más de 10 m. Los principales riesgos de muerte para las plántulas y juveniles arbóreos en estos rodales son aquellos asociados con usos tradicionales (recolección de leña, pisoteo, pastoreo, aclareos con machete etc.), sequía y ensombrecimiento durante el proceso de la sucesión.

- ii. Acahual arbóreo. Corresponde a la comunidad que se puede identificar entre los 8 y 12 años o más, después del abandono de la última milpa, en la región de Lacanjá-Bonampak. También tienen extensiones generalmente menores de una hectárea. Son comunidades con un dosel más cerrado, con dominancia de especies reconocidas como pioneras tardías (p. ej. *Bursera simaruba*, *Spondias mombin*, *Schizolobium parahybum*, *Dendropanax arboreus*, *Cupania dentata*). Con respecto al acahual arbustivo las condiciones ambientales cambian debido a que el aporte lumínico baja, la humedad relativa aumenta y esta puede ser muy alta en época de lluvias. La presencia de individuos herbáceos decrece y aumenta la de individuos arbustivos y arbóreos de más de 10 m de altura y 15 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.). Debido a la alta densidad, a la humedad y poca luz, puede favorecerse la muerte de plántulas y juveniles arbóreos por herbivoría y enfermedades

(Augspurger 1984, Lieberman y Lieberman 1987). Estos rodales son frecuentemente utilizados para la recolección de leña y para establecer siembras de temporal mediante el sistema tradicional de cultivo de roza-tumba-quema (Nations y Nigh 1980). Las características del sustrato provocadas por la historia de uso de los sitios, propicia probablemente las diferencias fisonómicas de un acahual arbóreo de Lacanjá y el acahual arbóreo de la brecha de Bonampak.

- iii. Selva medianamente madura. Son comunidades con una edad de 25-30 años, o más, después del abandono de la última milpa. Estos sitios en la región de Lacanjá-Bonampak están relativamente alejados de las áreas pobladas. Las especies del dosel pueden alcanzar los 25-30 m de altura pero d.a.p. menor de 75 cm. El aporte de luz es bajo en general, aunque los claros del dosel permiten entradas temporales de rayos de luz que se filtran hasta el suelo. La composición florística juega un papel determinante en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas y juveniles arbóreos, debido al efecto de vecindario (Goldberg 1987, Swaine *et al*, 1987). La caída de árboles y ramas determina la dinámica de claros del sitio. La herbivoría, el parasitismo y las enfermedades pueden aumentar debido a la calidad de los tejidos y la humedad (Clark 1990, Oyama y Mendoza 1990). Los disturbios más frecuentes en estas comunidades arboladas incluyen el corte selectivo de madera, la recolección de leña y de xate (*Chamaedorea* spp.). Los disturbios naturales son frecuentes en época de lluvias y de fuertes vientos (nortes).
- iv. Selva madura. Corresponde a los rodales menos perturbados en la región. Son comunidades en las que es difícil o imposible identificar los efectos de ciclos agrícolas realizados en el pasado, así como distinguir los claros producidos en forma natural de aquellos provocados por la tala selectiva de grandes árboles. Presentan un dosel muy cerrado y alto ya que las especies

dominantes pueden alcanzar hasta 40-50 m de altura y d.a.p. mayores de 1 m. La abundancia y desarrollo de lianas y epífitas son máximos. La luz disponible a nivel del suelo es generalmente escasa, pero ocurre la penetración lateral y por claros del dosel. Estacionalmente se observan abundantes plántulas de las especies del dosel. La humedad es muy alta por lo que se favorece la descomposición y ataque de frutos, semillas y plántulas (Augsburger y Kelly 1984).

2. Especies estudiadas

Se eligió un pequeño número de especies arbóreas con base en los siguientes criterios: (1) ocurrencia de abundantes plántulas y/o juveniles en todas o la mayoría de las condiciones sucesionales anteriormente descritas; (2) conocimiento local o disponible en la literatura respecto a su uso potencial como recurso maderable u otros en la región; (3) conocimiento local o disponible en la literatura respecto a su valor como indicadora de condiciones sucesionales. La siguiente descripción de las especies elegidas se ha extraído de Pennington y Sarukhán (1968) y Barajas *et al.* (1979).

Brosimum alicastrum Sw.

MORACEAE

Árbol de hasta 40 m de altura y d.a.p. de hasta 1.5 m, con tronco erecto y contrafuertes grandes; copa piramidal y densa. Corteza externa lisa o escamosa en piezas grandes y cuadradas; la interna de color crema amarillento, fibrosa a granulada, con abundante exudado lechoso, ligeramente dulce; albura color crema a pardo amarilla. Su distribución en México es amplia y es un elemento dominante de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias, así como subcaducifolias, desde el nivel del mar hasta los 800 m. Se encuentra desde el sur de Tamaulipas hasta

Quintana Roo, y en la vertiente del Pacífico desde el centro de Sinaloa hasta Chiapas. Se presenta sobre suelos calcáreos en pendientes suaves y planicies. Su madera es poco trabajable debido a sus cualidades físicas. Las hojas y ramas tiernas se usan frecuentemente como forraje y el fruto es complemento alimenticio junto con el maíz, en la época de fructificación del árbol (mayo-junio) para los pobladores.

Bursera simaruba (L.) Sarg.

BURSERACEAE

Árbol de hasta 30 m de altura y d.a.p. de hasta 1 m, el tronco con una ligera y característica torcedura en su parte media o superior; copa irregular y dispersa. Corteza externa muy escamosa, color rojo a verde pardo, con escamas papiráceas casi transparentes; los troncos viejos presentan piezas conchudas con abundantes lenticelas pálidas y grandes. La corteza interna es de color crema rojiza que cambia a parda, laminada y fibrosa, con exudado resinoso transparente y pegajoso con olor a copal; albura blanca. Presenta amplia variación morfológica en su área de distribución en México que abarca desde Tamaulipas hasta Quintana Roo, y desde Sinaloa hasta Chiapas. Es abundante como elemento primario o secundario de selvas altas o medianas perennifolias subperennifolias y subcaducifolias. Su madera es muy blanca, suave y contiene mucha agua lo que dificulta su almacenamiento para el aserrado y secado. Admite colorantes pero se mancha fácilmente. Es usada para fabricar mangos de herramientas, chapas y madera terciada, tiene buenas cualidades de torneado y pulido. Es frecuente su uso como "cerca viva".

Calophyllum brasiliense Camb.

GUTTIFERAE

Arbol de hasta 40 m de altura y d.a.p. de hasta 1.3 m, con tronco recto, ramas ascendentes, copa redondeada y densa. Corteza externa longitudinalmente fisurada; la interna es de color crema rosado, laminada, fibrosa, con un exudado intensamente amarillo; albura color crema rosado y amarga. Se distribuye en México desde el sur de Veracruz hasta Quintana Roo y desde Nayarit hasta Chiapas. Es componente de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias sobre suelos calizos o ígneos bien drenados. Su madera es dura y de buena calidad para aserrar, útil en la fabricación de chapas y madera terciada, para durmientes y muebles finos.

Cupania dentata Moc. & Sessé ex DC.

SAPINDACEAE

Arbol hasta de 20 m de altura y d.a.p. de hasta 50 cm, con tronco recto acanalado, a veces con pequeños contrafuertes; copa irregular densa. Corteza externa lisa o ligeramente fisurada, en ocasiones con abundantes lenticelas suberificadas. La corteza interna es de color crema rosado que cambia a pardo rojizo; la albura es color crema rosado o amarillento. Se distribuye en México desde el nivel del mar hasta los 600 m sobre suelos calcáreos o ígneos, desde el SE de San Luis Potosí, norte de Puebla y Veracruz hasta el norte de Chiapas, sur de Campeche y Quintana Roo, y desde Sinaloa hasta Chiapas. Forma parte del estrato medio o superior de selvas altas y medianas perennifolias, subperennifolias y subcaducifolias y es elemento común de la vegetación secundaria. Su madera es dura y se utiliza en la construcción de viviendas rústicas.

Dendropanax arboreus (L.) Planch. & Decne.

ARALIACEAE

Arbol de hasta 25 m de altura y 70 cm de d.a.p., con tronco erecto, copa irregular y densa. Corteza externa lisa en individuos jóvenes y ligeramente escamosa en adultos; abundantes lenticelas suberificadas y prominentes. Corteza interna de color crema claro que cambia a pardo verdoso, fibrosa, con olor fragante y sabor dulce; la albura es color crema claro o crema amarillento. Es de amplia distribución desde los (0-1500 msnm) en la vertiente del golfo de México, y desde el sur de Tamaulipas hasta Chiapas, y en la vertiente del Pacifico desde Sinaloa hasta Chiapas. Forma parte de selvas primarias o secundarias altas perennifolias y subperennifolias, e incluso caducifolias. Crece en suelos ígneos o calcáreos bien drenados. Su madera, de bella apariencia, se usa en la fabricación de chapas y madera terciada y en el recubrimiento de interiores.

Dialium guianense (Aubl.) Sandw.

LEGUMINOSAE

Arbol de hasta 45 m de altura y d.a.p. de hasta 1.5 m, de tronco recto con contrafuertes altos delgados y retorcidos en la base; copa redondeada. Corteza externa de apariencia lisa, con numerosas lenticelas morenas dispuestas en hileras transversales y longitudinales. La corteza interna es de color crema claro que cambia a moreno pardusco, fibrosa, ligeramente dulce; albura de color crema muy claro. Su distribución en México va desde el nivel del mar hasta los 400 m y desde Veracruz hasta el sur de Tabasco y norte de Chiapas. Es especie codominante típica de selvas altas perennifolias sobre suelos profundos de origen calcáreo, en áreas bien drenadas y de topografía ondulada. Su madera es muy dura y pesada, y resistente al ataque de insectos. Se usa para durmientes de ferrocarril o en la construcción de puentes, pisos o herramientas agrícolas y es útil en

construcciones marinas. Su duramen (tiene alto contenido de sílice) sería muy adecuado para usos que requieren poco aserrío como vigas, muelles, pilotes y postes. El fruto tiene sabor semejante al tamarindo y puede comerse maduro, fresco o en bebidas refrescantes.

Guarea glabra Vahl.

MELIACEAE

Arbol de hasta 30 m de altura y d.a.p. de hasta 50 cm, con tronco recto, contrafuertes pequeños y copa irregular. Corteza externa marcadamente fisurada y ligeramente escamosa; la interna es de color crema rosado, fibrosa, fragante, sabor resinoso; albura color crema o amarillento. Se encuentra en México desde el norte de Puebla y Veracruz hasta el sur de Tabasco y el norte de Chiapas, además de la parte más húmeda de la cuenca del río Balsas. Forma parte del estrato medio o superior de selvas perennifolias, medianas subperennifolias y subcaducifolias sobre suelos calcáreos o ígneos. Su madera es usada para muebles, gabinetes, chapas y en la construcción. Su madera es bella, dura y de peso mediano, características que pueden aprovecharse para sustituir al cedro y la caoba en muchos usos.

Poulsenia armata (Miq.) Standl.

MORACEAE

Arbol de hasta 25 m de altura y hasta 60 cm de d.a.p., con tronco generalmente erecto, ocasionalmente acanalado, con copa irregular o redondeada, densa. Corteza externa finamente fisurada, la interna blanca que cambia a pardo rojiza, muy fibrosa, con exudado blanco cremoso o rosado. Albura amarilla o crema clara, madera suave, potencialmente utilizable. Se encuentra en la vertiente del golfo de México, desde la región de Los Tuxtlas (Veracruz) hasta el NE de Chiapas (zona Lacandona), y en la vertiente del Pacífico desde Oaxaca hasta Chiapas. Forma parte de

selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias sobre suelos calcáreos metamórficos en climas Af o Am entre los 300-500 msnm.

Protium copal (Schlecht. & Cham.) Engl.

BURSERACEAE

Arbol de hasta 20 m y d.a.p. de hasta 40 cm, con tronco recto con ramas ascendentes, copa piramidal o irregular. Corteza externa lisa; la interna es de color rosa o parda que cambia a parduzca, exudado resinoso incoloro que se oxida y se vuelve lechoso, albura blanca o amarilla o amarillo clara. Se distribuye en México desde el sur de Tamaulipas hasta la península de Yucatan. Forma parte del estrato medio de selvas medianas perennifolias o subperennifolias sobre suelos calcáreos, someros y de buen drenaje. Su madera se usa en la fabricación de mangos para herramientas, para postes de casas y su resina es usada en ceremonias religiosas.

Quararibea funebris (Llave) Vischer

BOMBACACEAE

Arbol de hasta 25 m y d.a.p. de hasta 60 cm, con tronco erecto, copa irregular y ramificación monopódica. Corteza externa lisa en individuos jóvenes y escamosa en adultos, que se desprende facilmente en tiras largas; presenta lenticelas morenas, circulares. Corteza interna fibrosa con sabor agridulce; albura de color amarillento y olor fragante. Se distribuye en la vertiente del golfo de México desde el norte de Puebla y Veracruz hasta Chiapas y en la vertiente del Pacífico en Chiapas. Forma parte de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias sobre suelos calizos y fuertes pendientes, generalmente en zonas muy húmedas y en condiciones cerradas como cañadas o cerros. Su madera suave y ligera se ha recomendado para recubrimientos de interiores, para centros de madera contrachapada y

empaques. En Chiapas se usa para fabricar utensilios de cocina y como aromatizante de bebidas como el pozol.

Spondias mombin L.

ANACARDIACEAE

Árbol de hasta 20 m de altura y d.a.p. de hasta 90 cm. con tronco recto o cónico, a veces con chupones; copa redondeada. Corteza externa fisurada, con costillas escamosas; en individuos jóvenes se presentan numerosas protuberancias gruesas y redondeadas. La corteza interna es de color rosado intenso, granulosa, laminada, con exudado blanquecino pegajoso, astringente; albura de color crema claro. Especie común en la vegetación secundaria de selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias. Se distribuye en toda la zona cálido húmeda de México desde el nivel del mar hasta los 1200 m. Su madera suave es de fácil aserrío y secado, pero se le atribuyen pobres cualidades de torneado y pulido; se utiliza en la fabricación de herramientas agrícolas. Su fruto es comestible cuando maduro. Pennington y Sarukhán (1968) y Barajas *et al.* (1979).

3. Marcaje y mapeo de plántulas y juveniles arbóreos.

Se incluyeron en este estudio "plántulas" y "juveniles" con base en los siguientes criterios:

(1) "Plántulas" fueron aquellos individuos con una altura menor de 50 cm al momento de ser incluidos en la muestra.

(2) "Juveniles" fueron aquellos individuos de más de 1 m de altura y menos de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.). Se eligieron de manera aleatoria un mínimo de 10 y un máximo de 40 plántulas o juveniles de cada

especie en cada una de las dos repeticiones de las cuatro condiciones sucesionales. En los casos en que no fue posible cumplir con este número mínimo de individuos se completó la muestra en otro sitio que tuviera características similares. Cada individuo fue marcado con una etiqueta plástica numerada y se registró su posición relativa en un mapa de la porción del rodal utilizada, no se tomo el criterio del área mínima para obtener la muestra, sólo se tenía cuidado en no pasar de una condición a otra al buscar los individuos de interés.

4. Variables evaluadas en las plantas.

- A. Plántulas. Para cada individuo menor de 50 cm. incluido en la muestra se evaluaron al inicio y final del estudio (un intervalo de 10-12 meses) las siguientes variables indicadoras de tamaño y crecimiento de la parte aérea:
- (1) diámetro a la base del tallo (d.a.b.), medido con vernier de plástico hasta una aproximación de 1 mm;
 - (2) altura hasta el centímetro más cercano;
 - (3) cobertura, obtenida con la medición al centímetro más cercano de los mayores diámetros transversales del conjunto de sus hojas;
 - (4) número de hojas;
 - (5) número de ramas; y
 - (6) longitud de la hoja más grande al centímetro más cercano.
- B. Juveniles. Para cada individuo juvenil incluido en la muestra se obtuvo con vernier y aproximación de 1 mm. al inicio y final del estudio, el promedio de dos lecturas transversales del diámetro a la altura de un metro (d.a.m.). Sobre la corteza se marcó con pintura indeleble la altura precisa de la lectura inicial. Para cada individuo se evaluó el vecindario inmediato con el registro de la especie, la distancia y el d.a.p. de los cuatro vecinos más cercanos incluidos dentro de un radio de 300 cm.

5. Evaluación de luz.

Se utilizó un ceptómetro tipo CEP, marca Delta-T Devices/Decagon, para obtener, al nivel del suelo en cada condición sucesional, lecturas del porcentaje de motas de luz (*sunflecks* microarmstrong/cm²/seg) y de luz fotosintéticamente activa (PAR; 660-730 nanómetros), para determinar las condiciones luminicas de los cuatro estadios sucesionales. Las lecturas se efectuaron en la época de secas, donde se supuso que existiría el máximo de apertura del dosel (abril y mayo), y sólo parcialmente se obtuvieron lecturas en el inicio de la época de lluvias (julio a octubre). Se obtuvo un promedio a partir de 30-40 lecturas registradas a cada 5 m, a intervalos de una hora desde las 10 AM hasta las 2 PM.

6. Análisis.

Se capturó la información en una microcomputadora Acer 1100SX con el uso del paquete Lotus, previo a su análisis estadístico con el paquete Statgraphics. Los procedimientos de análisis se definieron de la siguiente manera:

A. Plántulas. Se calculó la tasa mensual de incremento (r , expresada como

porcentaje) de las variables altura, cobertura, longitud de la hoja más grande, d.a.b., número de hojas y número de ramas con base en la siguiente ecuación:

$$r = [\ln(X_t/X_i)]/t$$

donde X_i es el valor inicial de la variable en cuestión, X_t es el valor final y t es la duración del período de estudio en meses (Wilson y Tilman 1991). Se aplicó la transformación logarítmica (\ln) a estas variables para obtener una mejor aproximación a los supuestos de análisis estadísticos paramétricos según recomiendan Steel y Torrie (1981). El análisis de las

variables en las 11 especies estudiadas, aun que no contaran con un número de muestra mayor de 10 individuos, se llevó a cabo mediante un análisis de covarianza con dos criterios de clasificación (condición sucesional y especie), y con los valores iniciales (X_0) respectivos como covariables (Steel y Torrie 1981). Cuando el análisis resultó significativo al 0.05 % se procedió a realizar pruebas de comparación múltiple de Tukey (Steel y Torrie 1981). En algunos individuos sobre todo en d.a.b. y altura se registraron tasas negativas de incremento atribuibles a posibles errores de medición. Las otras variables indicadoras de crecimiento, cobertura, longitud de la hoja más grande, número de ramas y número de hojas, las tasas negativas son respuestas de las plantas, al perder hojas, perder ramas, etc. Estos datos no fueron incluidos en ningún tipo de análisis. La sobrevivencia de las plántulas fue evaluada con una prueba de G (Zar 1984).

- B. Juveniles. Se calculó la tasa mensual de incremento del d.a.m. con base en la ecuación arriba indicada. Sólo se incluyeron en el análisis aquellas especies que tuvieron un número de muestra mayor de 10 individuos por repetición, y que por lo menos estuvieran representadas en dos condiciones sucesionales. La variable resultante fue sometida a un análisis de covarianza en un diseño con dos criterios de clasificación (condición y especie), con el d.a.m. inicial y un índice de vecindario como covariables (Steel y Torrie 1981). Para cada individuo juvenil arbóreo el índice de vecindario se obtuvo como el logaritmo natural del promedio del tamaño de sus cuatro vecinos más cercanos, dividido entre el logaritmo natural del promedio de su distancia al juvenil. Se realizaron pruebas de comparación múltiple de Tukey si el valor de la F resultante tenía asociada una $P < 0.05$.

(Steel y Torrie 1981). No se realizó análisis estadístico de la sobrevivencia de juveniles debido a que fue muy próxima al 100 % durante el periodo de estudio.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

VII. RESULTADOS

1. Composición florística y estructura del vecindario de juveniles.

La composición florística completa del vecindario inmediato a juveniles arbóreos en tres condiciones, acahual arbóreo, selva medianamente madura y selva madura aparece en el Apéndice 1. Se encontraron 118 especies arbustivas o arbóreas como vecinos más cercanos a los juveniles arbóreos en las cuatro condiciones sucesionales. El Cuadro 1 presenta la abundancia relativa de las 15 especies más frecuentemente encontradas como vecinos. (No se incluye información relativa a las repeticiones de acahual arbustivo debido a que fueron dañadas por personas ajenas al proyecto.)

En la condición de selva madura se encontró un total de 45 especies como vecinas, de las cuales *Rinorea* aff. *guatemalensis* fue la especie más frecuentemente asociada a los individuos arbóreos de *Guarea* sp. (52%), *Quararibea funebris* (40%), *Calophyllum brasilense* (35%), *Brosimum alicastrum* (29%) y *Poulsenia armata* (18%). Por su parte, el vecino más frecuente de *Protium copal* en la condición de selva madura fue la palma arbustiva *Chamaedorea ernesti-augustii* (32%).

En la comunidad de selva medianamente madura se encontró un total de 49 especies entre los cuatro vecinos más cercanos a los juveniles arbóreos (Apéndice 1). También en esta condición *Rinorea* aff. *guatemalensis* fue la especie vecina con los valores más altos asociada a los juveniles de *Calophyllum* sp. (56%), *Quararibea funebris* (46%), *Guarea* sp. (44%), *Protium copal* (36%), *Brosimum alicastrum* (32%) y *Dendropanax arboreus* (23%) (Cuadro 1).

La mayor riqueza de especies en el vecindario inmediato se encontró en la condición de acahual arbóreo, donde se registraron hasta 71 especies asociadas a los juveniles arbóreos (Apéndice 1).

Cuadro 1. Abundancia relativa de las especies del vecindario inmediato (X) a los juveniles arbóreos en tres condiciones sucesionales. Se incluyen solamente las 15 especies más abundantes. En el Apéndice 1 se muestra la abundancia de todas las especies encontradas como vecinas de los juveniles arbóreos estudiados. ACA = acahuatl arbóreo, SMM = selva medianamente madura y SMA = selva madura. BRAL = *Brosiaum alicastrum*, CABR = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., DEAR = *Dendropanax arboreus*, GUGL = *Guarea glabra*, GUSP = *Guarea* sp., PDAR = *Poulsenia armata*, PRCO = *Protium copal* y GUFU = *Guararibeia funebris*.

Especies vecinas	Condición	PDAR	CASP	PRCO	GUFU	DEAR	BRAL	GUSP	CABR	GUGL
<i>Rinorea</i> aff. <i>guatemalensis</i>	ACA	0	0	14.6	0	13.5	25.0	27.9	14.6	4.2
	SMM	27.8	55.9	35.9	45.9	22.6	31.6	43.8	0	0
	SMA	18.2	0	22.7	40.0	0	29.4	52.3	34.9	0
<i>Guarea glabra</i>	ACA	0	0	27.0	0	16.2	25.0	18.6	8.3	54.7
	SMM	2.8	8.8	0	8.1	3.2	0	0	0	0
	SMA	3.0	0	9.1	6.6	0	14.7	4.6	2.3	0
<i>Guarea</i> sp.	ACA	0	0	8.3	0	16.2	5.6	9.3	6.3	4.2
	SMM	2.8	5.9	0	13.5	22.6	10.5	12.5	0	0
	SMA	9.0	0	9.1	13.3	0	11.7	16.9	20.9	0
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	ACA	0	0	6.3	0	0	2.8	4.7	0	3.2
	SMM	2.8	14.8	10.3	0	3.2	3.6	7.3	0	0
	SMA	15.1	0	31.8	3.3	0	5.9	1.5	11.6	0
<i>Psychotria limonensis</i>	ACA	0	0	6.3	0	5.4	2.8	0	2.1	1.1
	SMM	13.9	5.9	12.8	10.8	12.9	13.5	6.3	0	0
	SMA	3.0	0	9.1	3.3	0	2.9	1.5	0	0
<i>Brosiaum alicastrum</i>	ACA	0	0	4.1	0	2.7	19.4	2.3	6.3	4.2
	SMM	2.8	2.9	10.3	0	3.2	14.0	3.1	0	0
	SMA	3.0	0	0	0	0	5.9	3.0	2.3	0
<i>Piper psilorhachis</i>	ACA	0	0	8.3	0	0	0	2.3	6.3	0
	SMM	2.8	2.9	12.8	13.5	9.7	5.3	5.2	0	0
	SMA	9.0	0	9.1	0	0	2.9	6.2	0	0
<i>Calophyllum brasiliense</i>	ACA	0	0	8.3	0	2.7	2.8	2.3	29.2	10.5
	SMM	0	0	2.6	0	3.2	1.8	1.0	0	0
	SMA	0	0	0	0	0	0	0	11.6	0

Cuadro 1. Continuación. ACA = acahual arbóreo, SMM = seiva medianamente madura y SMA = seiva madura. BRAL = *Brosimum alicestrus*, CABR = *Calophyllum brasiliense*, CABP = *Calophyllum* sp., DEAR = *Dendropanax arboreus*, GUGL = *Guarea glabra*, GUGP = *Guarea* sp., POAR = *Poulsenia armata*, PROD = *Protium copal* y QUFU = *Guararibea funebris*.

Especies vecinas	Condición	POAR	CABP	PROD	QUFU	DEAR	BRAL	GUGP	CABR	GUGL
<i>Dendropanax arboreus</i>	ACA	0	0	4.2	0	21.6	2.8	6.9	4.2	1.1
	SMM	5.6	0	0	2.7	3.2	12.3	6.3	0	0
	SMA	6.0	0	0	0	0	0	1.5	0	0
<i>Psychotria chiapensis</i>	ACA	0	0	6.3	0	5.4	5.6	11.6	2.1	6.3
	SMM	2.8	0	2.6	0	0	3.5	4.2	0	0
	SMA	6.1	0	4.6	0	0	5.9	0	4.7	0
PIPERACEAE	ACA	0	0	2.1	0	8.1	2.8	11.6	12.5	6.3
	SMM	2.8	0	7.7	2.7	0	3.5	2.1	0	0
	SMA	0	0	0	3.3	0	0	0	2.3	0
<i>Guararibea funebris</i>	ACA	0	0	4.2	0	5.4	0	0	4.2	3.2
	SMM	0	2.9	0	2.7	6.5	5.3	1.0	0	0
	SMA	9.1	0	0	6.6	0	5.9	4.6	0	0
<i>Poulsenia armata</i>	ACA	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1
	SMM	25.0	0	0	0	3.2	0	2.1	0	0
	SMA	6.1	0	0	10.0	0	2.9	4.6	0	0
<i>Guararibea</i> sp.	ACA	0	0	0	0	0	2.8	0	0	0
	SMM	2.8	0	0	0	0	0	1.1	0	0
	SMA	12.1	0	4.6	13.3	0	8.8	3.1	9.3	0
<i>Trophis racemosa</i>	ACA	0	0	0	0	2.7	2.8	2.3	4.2	0
	SMM	5.6	0	5.1	0	6.5	5.3	4.2	0	0
	SMA	0	0	0	0	0	2.9	0	0	0

Las siguientes especies, *Guarea glabra* (55%), *Calophyllum brasiliense* (29%) y *Dendropanax arboreus* (22%) en esta condición tuvieron como vecinos más frecuentes a individuos conespecíficos. *Rinorea* aff. *guatemalensis* se mantuvo como el vecino más común de *Guarea* sp. (28%) y de *Brosimum alicastrum* (25%), el cual también tuvo a *Guarea glabra* como vecino más común (25%). Sin embargo, las frecuencias más altas alcanzadas por *Rinorea* aff. *guatemalensis* en el acahual fueron aproximadamente la mitad de aquellas registradas en las dos condiciones de selva (Cuadro 1).

La distribución de los diámetros a la altura de la base (d.a.b.) de los individuos del vecindario a los juveniles arbóreos estudiados se muestra en las Figs. 1a-9a. En general, las clases diamétricas más representadas entre los vecinos fueron las de 0.7-5.1 cm. Por otro lado, la distribución de la distancia de los vecinos con respecto a los juveniles marcados se muestra en las Figs. 1b-9b. En general, se encontró que las distancias juvenil-vecino más frecuentemente encontradas en el acahual arbóreo estuvieron entre 8 y 120 cm (p. ej. Figs. 3b, 5b y 7b). En la condición de selva medianamente madura las distancias más frecuentes se encontraron entre 90 y 130 cm (p. ej. 4b) mientras que en la selva madura se encontraron en clases de distancia mayores a 100 cm (p. ej. Fig. 5b y 7b). Solamente en las condiciones selva medianamente madura y selva madura se encontraron, ocasionalmente, vecinos más cercanos a los juveniles a distancias mayores de 200 cm.

2. Crecimiento.

A. Plántulas.

El Cuadro 2 presenta la media \pm error estándar de todas las variables y especies al inicio del estudio en las condiciones sucesionales evaluadas. El Cuadro 3 muestra los resultados de los análisis de covarianza efectuados sobre

Fig. 1a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Poulsenia armata* en tres condiciones sucesionales

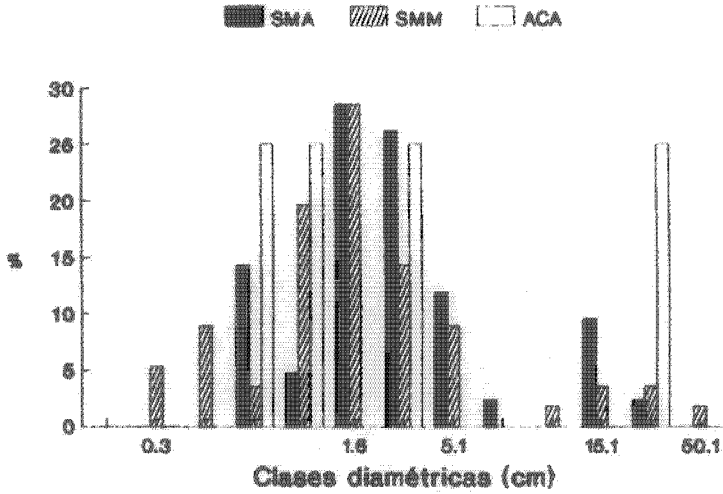


Fig. 1b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Poulsenia armata* en tres condiciones sucesionales

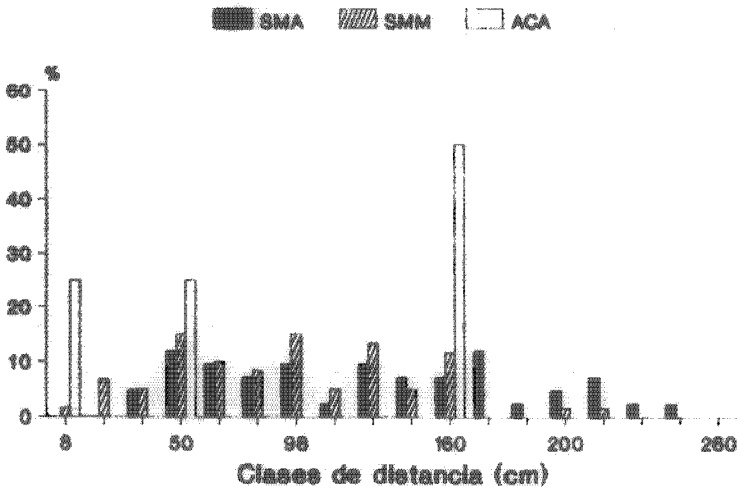


Fig. 2a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Calophyllum* sp. en dos condiciones sucesionales

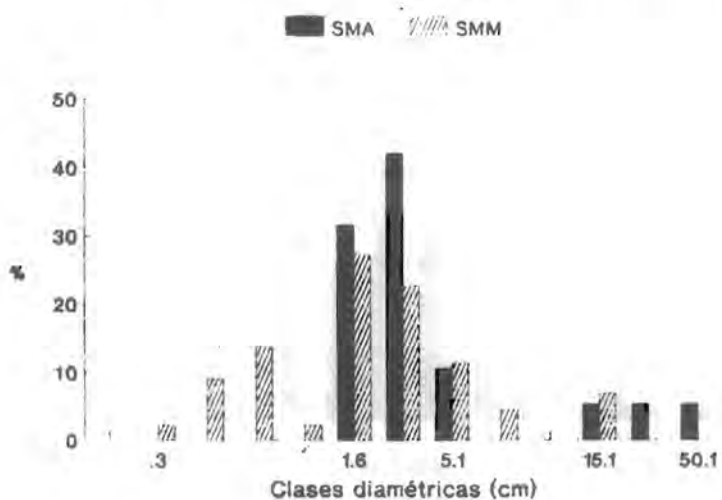


Fig. 2b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Calophyllum* sp. en dos condiciones sucesionales

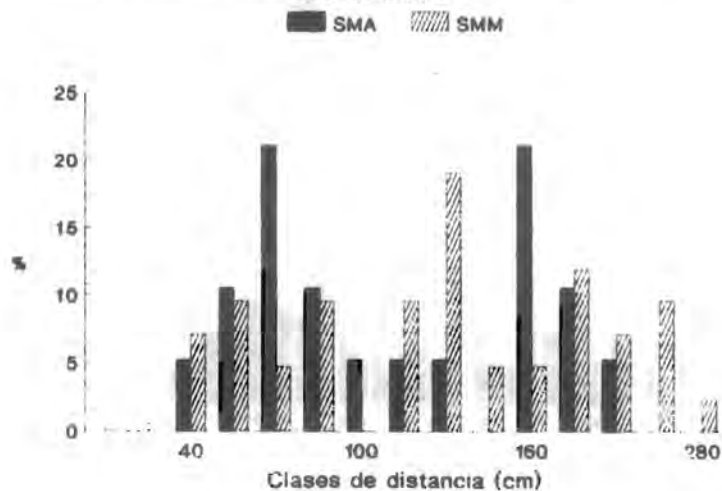


Fig. 4a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Quararibea funebris* en tres condiciones sucesionales

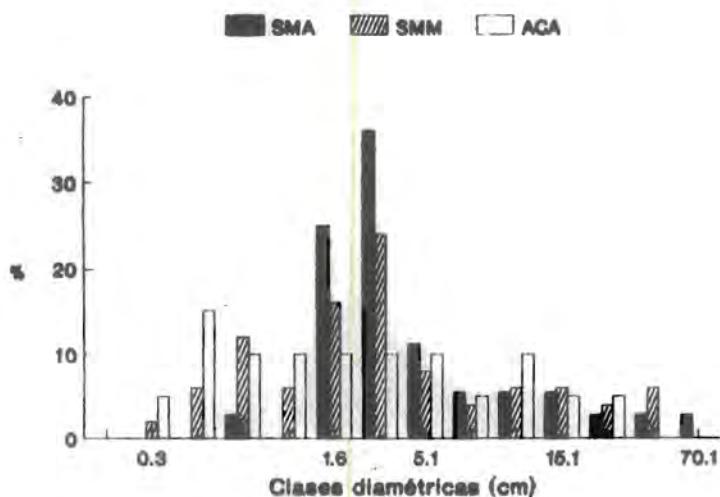


Fig. 4b Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Quararibea funebris* en tres condiciones sucesionales

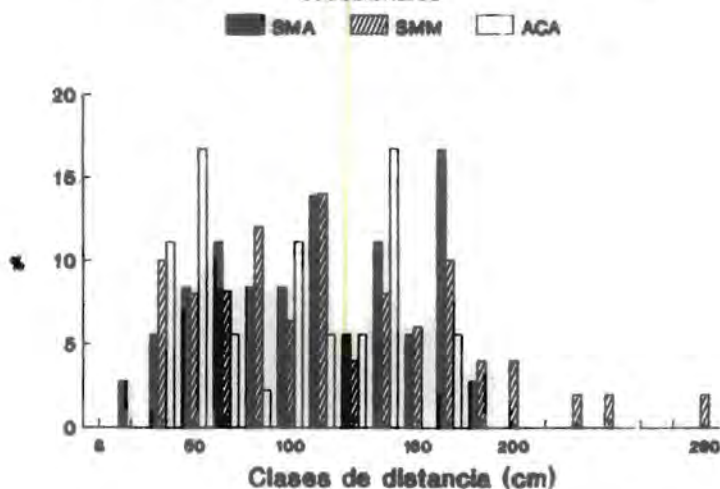


Fig. 5a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Dendropanax arboreus* en tres condiciones sucesionales

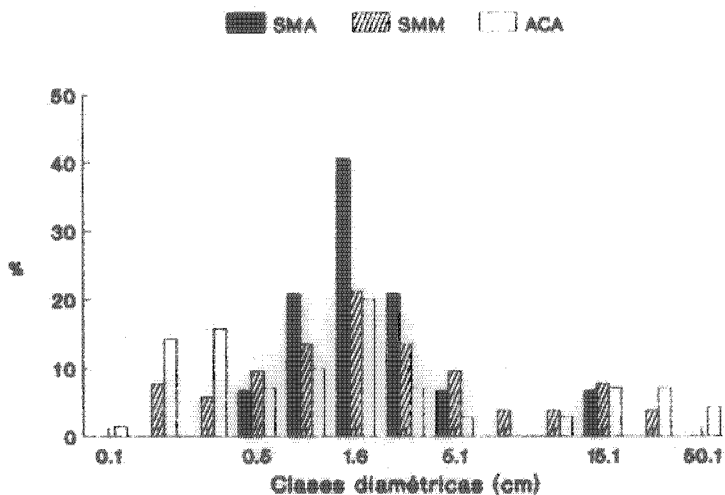


Fig. 5b. Distribución de la distancia de vecinos a juveniles de *Dendropanax arboreus* en tres condiciones sucesionales

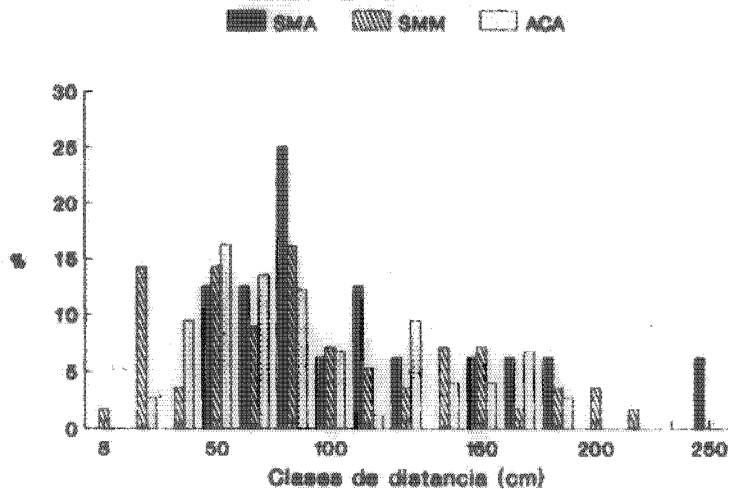


Fig. 6a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Brodiaea alcastrum* en tres condiciones sucesionales

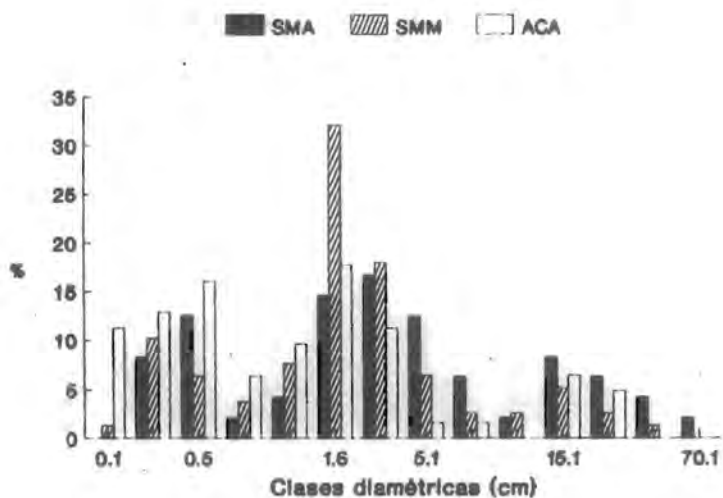


Fig. 6b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Brodiaea alcastrum* en tres condiciones sucesionales

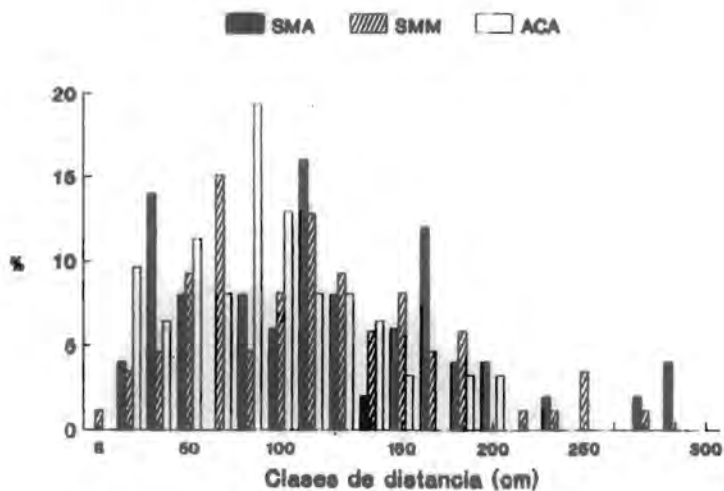


Fig. 7a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Guarea* sp. en tres condiciones sucesionales

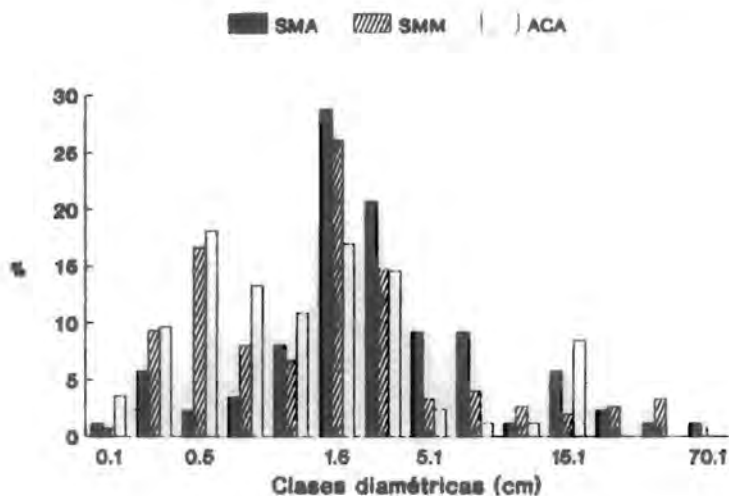


Fig. 7b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Guarea* sp. en tres condiciones sucesionales

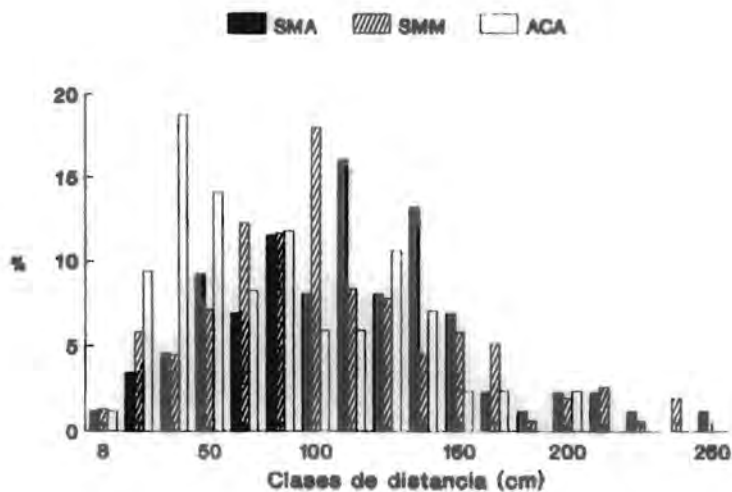


Fig. 8a. Distribución de diámetros de los vecinos a juveniles de *Calophyllum brasiliense* en tres condiciones sucesionales

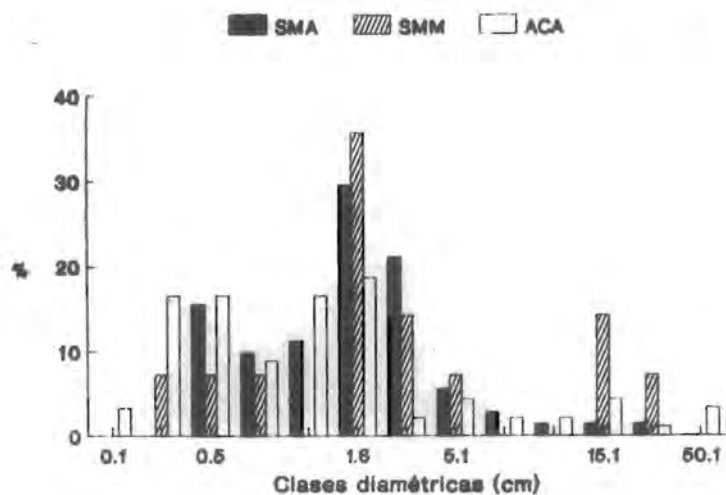


Fig. 8b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Calophyllum brasiliense* en tres condiciones sucesionales

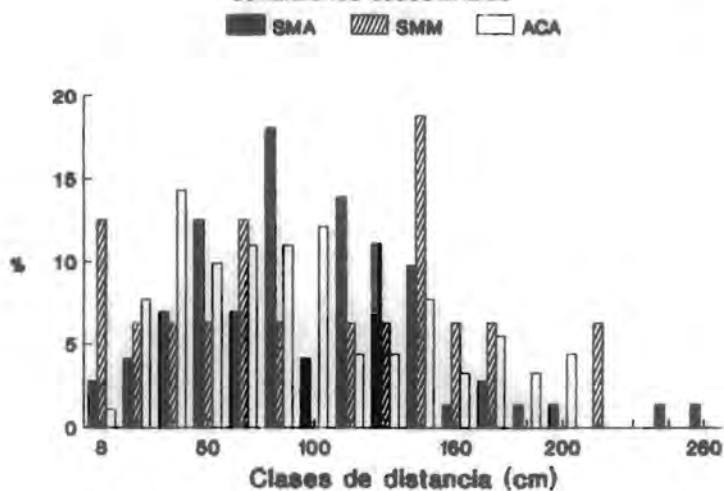


Fig. 9a. Distribución de diámetro de los vecinos a juveniles de *Guarea glabra* en una condición sucesional

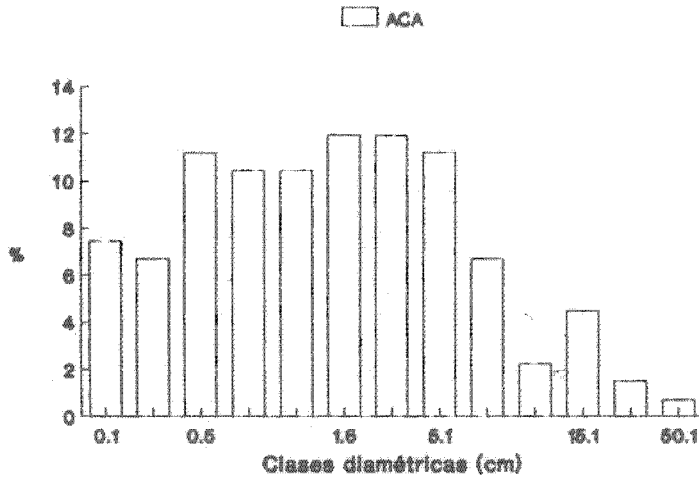
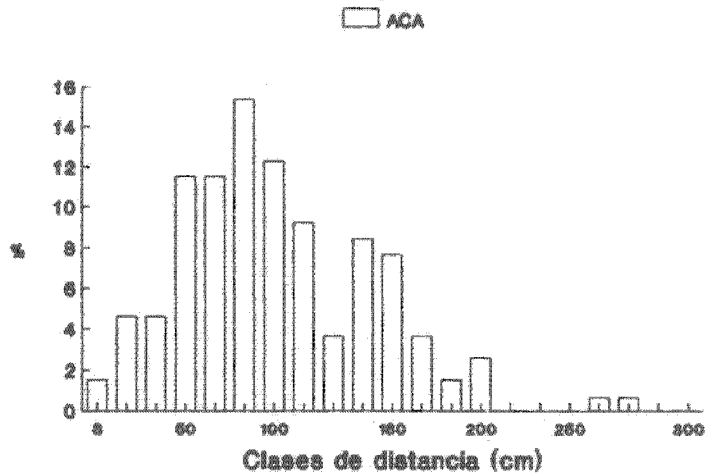


Fig. 9b. Distribución de la distancia de vecinos a los juveniles de *Guarea glabra* en tres condiciones sucesionales



Cuadro 2. Valores iniciales (media \pm error estándar) para todas las especie y condiciones serales de cada una las variables evaluadas en plántulas (< de 50 cm de altura). AAR = acahual arbustivo, ACA = acahual arbóreo, SMN = selva medianamente madura, SMA = selva madura, N = tamaño de muestra y LHM6 = longitud de la hoja más grande.

Especie	N	d.a.b. (mm)	altura (cm)	cobertura (cm ²)	LHM6 (cm)	Número de hojas	Número de ramas
<i>Brosimum alicastrum</i>	AAR 27	0.4 \pm .03	24 \pm 3	225 \pm 47	11 \pm 0.6	4 \pm 1	1 \pm 0.0
	ACA 22	0.4 \pm .02	29 \pm 2	285 \pm 65	11 \pm 0.5	5 \pm 1	1 \pm 0.0
	SMN 56	0.3 \pm .02	33 \pm 3	413 \pm 203	11 \pm 0.4	5 \pm 1	1 \pm 0.1
	SMA 73	0.3 \pm .01	26 \pm 1	239 \pm 51	11 \pm 0.3	3 \pm 0	1 \pm 0.0
<i>Brosimum</i> sp.	ACA 5	0.4 \pm .04	27 \pm 3	310 \pm 65	11 \pm 0.7	5 \pm 0	1 \pm 0.0
	SMA 13	0.5 \pm .05	57 \pm 8	1875 \pm 398	12 \pm 0.5	32 \pm 5	6 \pm 1.0
<i>Bursera simaruba</i>	AAR 22	0.7 \pm .71	93 \pm 10	2191 \pm 357	27 \pm 2.0	13 \pm 1	1 \pm 0.0
<i>Calophyllum brasiliense</i>	AAR 14	0.4 \pm .04	25 \pm 3	392 \pm 56	11 \pm 0.6	13 \pm 1	1 \pm 0.0
	ACA 53	0.5 \pm .02	43 \pm 3	788 \pm 140	13 \pm 0.5	17 \pm 1	1 \pm 0.1
	SMN 16	0.3 \pm .02	26 \pm 2	266 \pm 38	10 \pm 0.6	10 \pm 1	1 \pm 0.0
	SMA 38	0.3 \pm .03	29 \pm 3	335 \pm 81	10 \pm 0.8	11 \pm 1	1 \pm 0.1
<i>Calophyllum</i> sp.	SMN 26	0.5 \pm .03	31 \pm 3	557 \pm 115	13 \pm 1.1	15 \pm 1	1 \pm 0.0

Cuadro 2. Continuación.

Especie		N	d.a.b. (mm)	altura (ca)	cobertura (cm ²)	LHMS (cm)	Número de hojas	Número de ramas
<i>Cupania dentata</i>	AAR	23	0.5 ± .09	36 ± 7	1474 ± 440	21 ± 2.5	10 ± 1	1 ± 0.1
	ACA	26	0.5 ± .05	45 ± 7	1735 ± 399	25 ± 3.1	11 ± 4	2 ± 0.6
	SMA	9	0.2 ± .02	20 ± 2	202 ± 44	9 ± 1.3	6 ± 0	1 ± 0.1
<i>Dendropanax arboreus</i>	AAR	28	0.8 ± .10	63 ± 8	2407 ± 685	33 ± 1.6	32 ± 4	1 ± 0.1
	ACA	6	1.1 ± .15	84 ± 19	3007 ± 912	30 ± 2.9	30 ± 10	1 ± 0.2
	SMM	10	1.1 ± .15	85 ± 15	2767 ± 664	30 ± 2.7	18 ± 4	1 ± 0.2
<i>Dialium guianense</i>	ACA	16	0.2 ± .01	15 ± 1	111 ± 15	9 ± 0.4	5 ± 0	1 ± 0.0
<i>Guarea</i> sp.	AAR	14	0.3 ± .05	19 ± 1	478 ± 58	15 ± 1.4	8 ± 1	1 ± 0.0
	ACA	38	0.5 ± .05	45 ± 5	1939 ± 352	27 ± 2.3	9 ± 1	1 ± 0.0
	SMM	50	0.3 ± .03	28 ± 2	725 ± 151	17 ± 1.4	7 ± 0	1 ± 0.0
<i>Protium copai</i>	ACA	28	0.7 ± .03	63 ± 5	2440 ± 292	31 ± 1.8	8 ± 1	1 ± 0.0
	SMM	13	0.5 ± .06	51 ± 5	1310 ± 283	24 ± 1.5	7 ± 1	1 ± 0.0
<i>Pseudoleadia</i> sp.	SMM	16	0.3 ± .02	31 ± 2	384 ± 47	15 ± 0.6	6 ± 1	1 ± 0.1
<i>Spondias mombin</i>	AAR	39	0.5 ± .03	36 ± 4	1056 ± 265	19 ± 1.4	9 ± 1	1 ± 0.1

Cuadro 3. Resultados de análisis de covarianza sobre la tasa de incremento mensual de (A) d.a.b., (B) altura, (C) cobertura, (D) longitud de la hoja más grande, (E) número de hojas y (F) número de ramas de plántulas de 12 especies arbóreas en cuatro condiciones sucesionales.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P _K
(A) d.a.b.					
Covariable	0.0273139	1	0.0273139	28.74	.0001
Condición	0.0225876	3	0.0075292	7.92	.0001
Repetición	0.0003716	1	0.0003716	0.39	.5389
Especie	0.0723109	11	0.0065737	6.92	.0001
Interacciones	0.0556356				
Residual	0.3421623	360	0.0000950		
Total	0.5203820	376			
(B) Altura					
Covariable	0.0012218	1	0.0012218	4.56	.0334
Condición	0.0058747	3	0.0019582	7.31	.0001
Repetición	0.0002245	1	0.0002245	0.84	.3704
Especie	0.0378701	11	0.0034527	12.85	.0001
Interacciones	0.0414736				
Residual	0.0964587	360	0.0000267		
Total	0.1831233	376			

Cuadro 3. Continuación.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P ₂
(C) Cobertura					
Covariable	0.0473178	1	0.0473178	19.79	.0001
Condición	0.0420668	3	0.0140223	5.86	.0006
Repetición	0.0000202	1	0.0000202	0.01	.9278
Especie	0.1290690	11	0.0117335	4.91	.0001
Interacciones	0.0385653				
Residual	0.8608269	360	0.0023912		
Total	1.1184672	376			
(D) Longitud de la hoja más grande					
Covariable	0.0051509	1	0.0051509	9.80	.0019
Condición	0.0072401	3	0.0024134	4.59	.0036
Repetición	0.0022111	1	0.0022111	4.21	.0410
Especie	0.0291803	11	0.0026528	5.04	.0001
Interacciones	0.0096998				
Residual	0.1891946	360	0.0000525		
Total	0.2426768	376			
(E) Número de hojas					
Covariable	0.0105423	1	0.0105423	6.93	.0088
Condición	0.0152919	3	0.0050973	3.35	.0192
Repetición	0.0008769	1	0.0008769	0.58	.4563
Especie	0.1416044	11	0.0128731	8.46	.0001
Interacciones	0.0005750				
Residual	0.5476884	360	0.0015214		
Total	0.7154289	376			

Cuadro 3. Continuación.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P _g
(F) Número de ramas					
Covariable	0.0185961	1	0.0185961	36.55	.0001
Condición	0.0020880	3	0.0006960	1.37	.2523
Repetición	0.0006108	1	0.0006108	1.20	.2740
Especie	0.0348126	11	0.0031648	6.22	.0001
Interacciones	0.0079912				
Residual	0.1831792	360	0.0000508		
Total	0.2472779	376			

las variables evaluadas en las plántulas. El Cuadro 4 presenta los resultados de las pruebas de comparación múltiple de Tukey por especie efectuados sobre las medias de las variables.

La tasa de incremento en d.a.b. fue significativamente afectada por la covariable d.a.b. inicial y por la condición sucesional y por la especie (Cuadro 3. A). Una prueba a posteriori de comparación múltiple de Tukey indicó que la tasa mensual de aumento en el d.a.b. de las plántulas en las condiciones de selva madura ($1.07 \pm 0.31\%$, media \pm error estándar), acahual arbóreo ($1.47 \pm 0.18\%$) y selva medianamente madura ($2.07 \pm 0.39\%$) fueron similares entre sí pero menores ($P < 0.05$) que la del acahual arbustivo ($4.97 \pm 0.83\%$). Sólo *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus* mostraron cierta tendencia hacia tasas mayores que el resto de las especies (Cuadro 4. A; Figs. 10 y 12).

La tasa de incremento en altura fue afectada por la covariable altura inicial, la condición sucesional y la especie (Cuadro 3. B). La prueba de comparación múltiple mostró que la tasa mensual de incremento en altura para la selva madura ($0.84 \pm 0.31\%$), selva medianamente madura ($1.02 \pm 0.11\%$) y acahual arbóreo ($1.41 \pm 0.10\%$) fueron muy semejantes, y únicamente fueron diferentes ($P < 0.05$) la condición acahual arbustivo ($4.57 \pm 0.53\%$). En cuanto a las especies, sólo *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus* mostraron valores relativamente altos, con respecto a las demás especies que formaron un grupo muy semejante (Cuadro 4. B; Figs. 11 y 12).

La tasa de incremento mensual en cobertura fue afectada por la cobertura inicial, por la condición seral y por la especie (Cuadro 3. C). La prueba de comparación múltiple de Tukey mostró grupos homogéneos entre las condiciones de selva madura ($0.62 \pm 0.77\%$), acahual arbóreo ($1.92 \pm 0.33\%$) y selva medianamente madura ($2.53 \pm 0.44\%$). Sólo el acahual arbustivo fue diferente ($P < 0.05$) de las condiciones anteriores ($5.48 \pm 1.26\%$). En el Cuadro 4. C y Fig. 12, se muestra

Cuadro 4. Medias (valor superior) y error estándar (valor inferior), expresada en porcentaje, para las especies ordenadas según los resultados de las pruebas de comparación múltiple de Tukey para las tasas mensuales de incremento en los cuatro estadios serales, en (A) d.a.b., (B) altura, (C) cobertura, (D) longitud de la hoja más grande, (E) número de hojas y (F) número de ramas. En las últimas dos variables valores los negativos de las medias significan reducción neta durante el período de evaluación. BRAL = *Erosimum alicastrum*, BRSP = *Erosimum* sp., BUSI = *Bursera simaruba*, CABR = *Calophyllum brasiliense*, CASP = *Calophyllum* sp., CUDE = *Cupania dentata*, DEAR = *Dendropanax arboreus*, DIGU = *Dialium guianense*, GUSP = *Guarea* sp., PROCO = *Protium copal*, PSSP = *Pseudolmedia* sp. y SPMO = *Spondias mombin*. Las medias conectadas por la misma línea no son diferentes con una $P < 0.05$.

(A) d.a.b.

SPMO	BRSP	CABR	PROCO	CASP	CUDE	DIGU	BRAL	PSSP	GUSP	DEAR	BUSI
0.39	0.62	1.06	1.12	1.41	1.67	1.83	2.06	2.44	2.67	5.54	5.57
0.81	0.68	0.25	0.32	0.94	0.96	0.81	0.39	0.67	0.49	1.19	0.92

(B) Altura

BRSP	DIGU	CASP	GUSP	PSSP	BRAL	SPMO	CABR	PROCO	CUDE	DEAR	BUSI
0.54	0.66	1.00	1.07	1.11	1.21	1.23	1.28	1.45	1.86	4.55	7.87
0.81	0.22	0.20	0.15	0.45	0.20	0.30	0.13	0.33	0.26	0.79	0.79

Cuadro 4. Continuación.

(C) Cobertura

BRSP	DIGU	CAER	PSSP	CASP	PRCO	GUSP	BRAL	CUDE	DEAR	BUSI
0.55	0.95	1.50	1.75	1.84	1.85	2.10	3.48	4.43	5.00	8.16
1.36	1.37	0.45	1.32	0.61	0.63	0.46	0.84	1.39	1.12	1.48

(D) Longitud de la hoja más grande

BRSP	SPMO	PSSP	PRCO	BRAL	CAER	CASP	GUSP	DEAR	CUDE	BUSI
0.56	0.67	0.67	0.73	0.93	0.99	1.01	1.70	1.85	2.21	4.05
0.38	0.74	0.35	0.40	0.24	0.19	0.22	0.41	0.52	0.60	0.70

(E) Número de hojas

SPMO	DIGU	CUDE	GUSP	PSSP	CASP	CAER	BRSP	PRCO	BUSI	BRAL	DEAR
-4.1	-3.2	-1.1	-0.4	0.5	0.6	0.6	0.7	1.1	2.1	2.3	3.2
1.8	1.2	1.2	0.4	0.9	0.4	0.2	1.2	0.7	1.0	0.5	0.8

Cuadro 4. Continuación.

(F) Número de ramas

PSSP	SPMO	CUDE	PROO	BRAL	CASP	BUSI	GUSP	DEAR	CABR	DIGU	BRSP
-2.3	-1.6	-1.3	-0.2	0.0	0.0	0.0	1.2	1.9	0.6	1.2	1.2
0.9	0.9	0.8	0.3	0.2	0.0	0.0	0.2	0.5	0.3	0.8	1.5

Fig. 10. Tasa mensual de incremento en diámetro a la base del tallo (d.a.b.) en plántulas de especies arbóreas

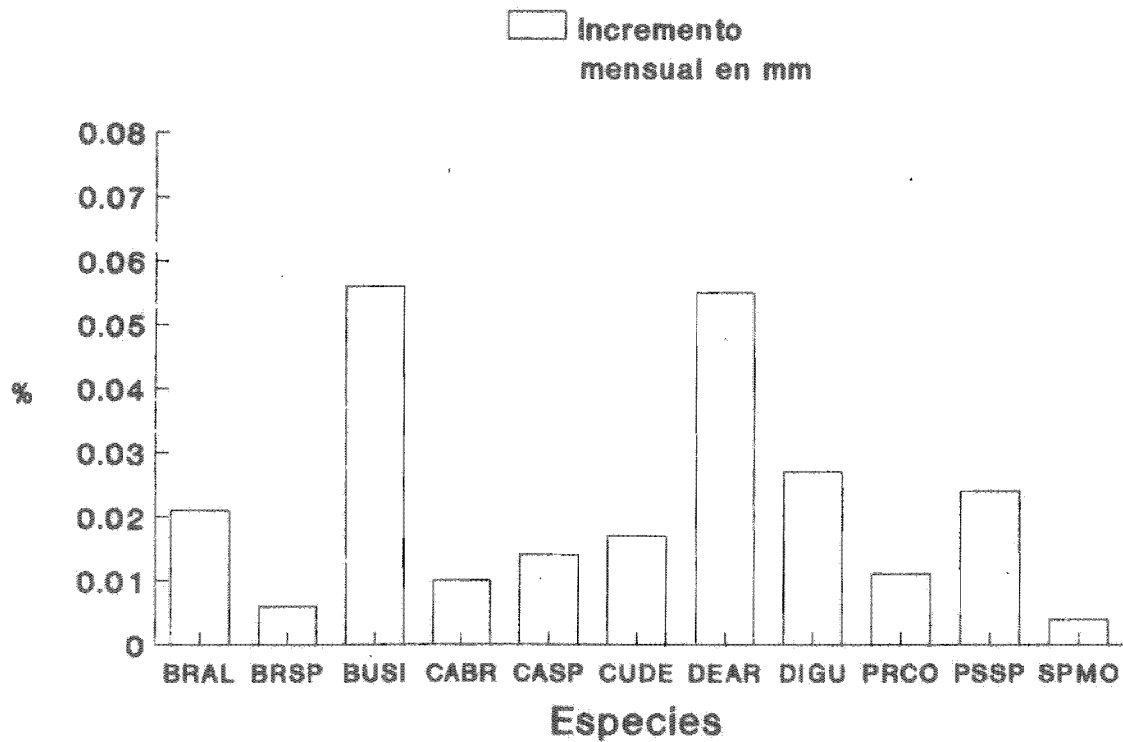


Fig. 11. Tasa mensual de incremento en altura de plántulas de especies arbóreas

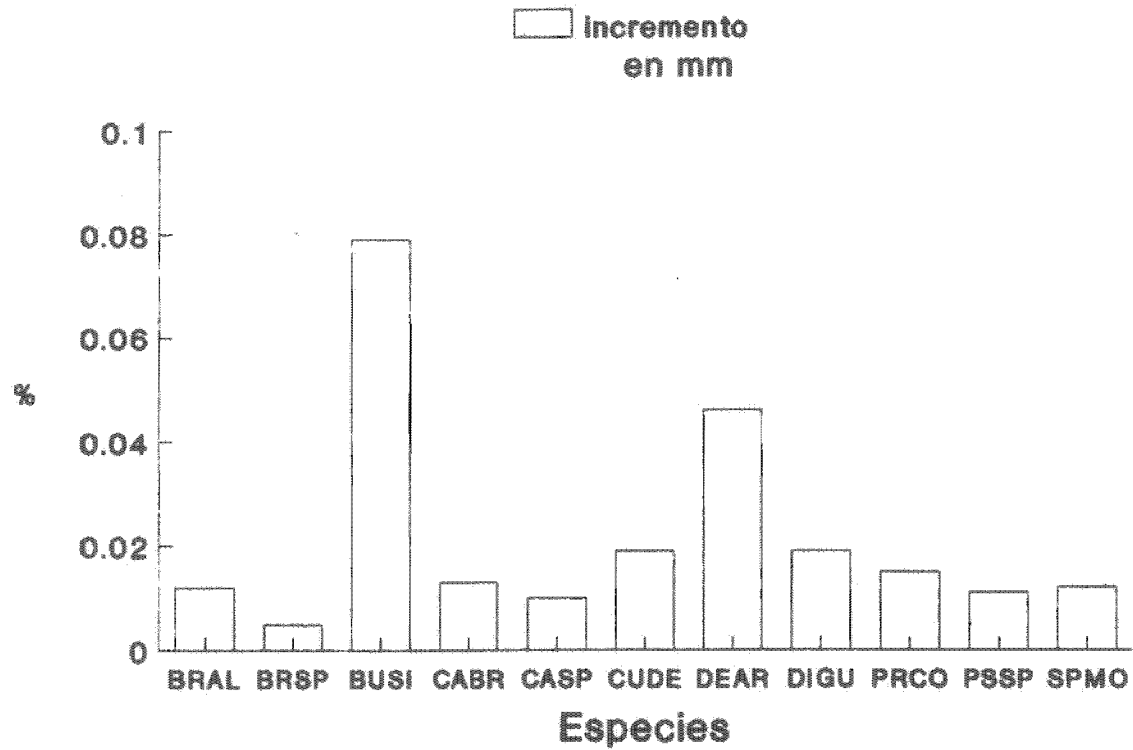


Fig. 12a. Tasa de incremento promedio en cuatro condiciones sucesionales de las plántulas de *Brosimum alicastrum*

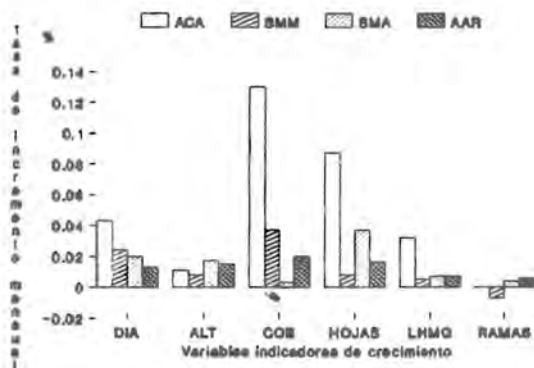


Fig. 12b. Tasa de incremento promedio en tres condiciones sucesionales de las plántulas de *Dendropanax arboreus*

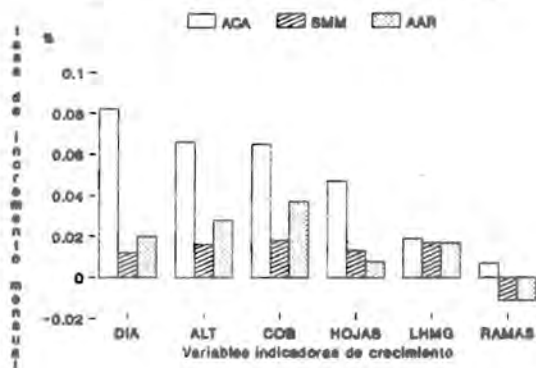


Fig. 12c. Tasa de incremento promedio en tres condiciones sucesionales de las plántulas de *Calophyllum brasiliense*

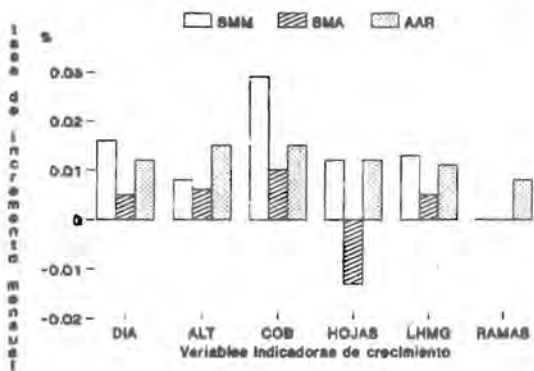
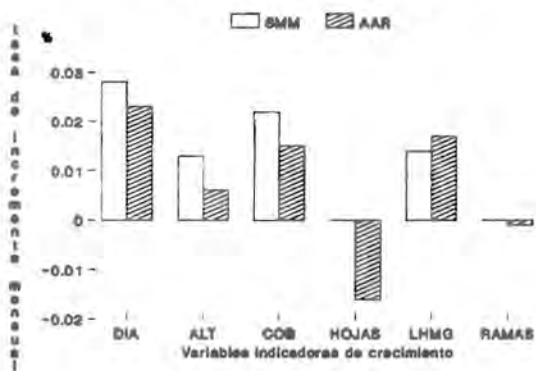


Fig. 12d. Tasa de incremento promedio en dos condiciones sucesionales de las plántulas de *Guarea* sp.



que existió semejanza entre algunas especies, aquellas donde coinciden las líneas, aunque también se mostró cierta heterogeneidad, con los mayores valores para *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Cupania dentata* y *Erosimum alicastrum*.

La tasa de incremento mensual en la longitud de la hoja más grande fue afectada significativamente por la covariable, por la condición sucesional, la repetición y por la especie (Cuadro 3. D). La prueba de comparación múltiple de Tukey mostró que la selva madura ($0.66 \pm 0.24\%$), selva medianamente madura ($0.91 \pm 0.17\%$) y acahual arbóreo ($1.24 \pm 0.20\%$) formaron un grupo homogéneo, y sólo acahual arbustivo fue diferente ($P < 0.05$) de las anteriores ($2.52 \pm 0.20\%$), (Fig. 12). En cuanto a las especies, el Cuadro 4. D, muestra que existieron grupos semejantes, pero también diferentes entre ellos, con los mayores valores para *Bursera simaruba*, *Cupania dentata*, *Dendropanax arboreus* y *Guarea* sp. (Fig. 12).

La tasa de incremento mensual en el número de hojas fue afectada por la covariable, la condición sucesional y la especie (Cuadro 3. E). Aunque se encontró efecto de condición ($F_{3, 360} = 3.35$, $P = 0.0192$), la prueba de comparación múltiple de Tukey, no mostró diferencias entre selva medianamente madura ($0.50 \pm 0.28\%$), acahual arbóreo ($0.56 \pm 0.31\%$) selva madura ($1.25 \pm 0.55\%$), y acahual arbustivo ($1.69 \pm 1.05\%$). En el Cuadro 4. E. y la Fig. 12, se muestra que existió un grupo formado por *Dendropanax arboreus*, *Erosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Protium copal*, *Erosimum* sp., *Calophyllum brasiliense*, *Calophyllum* sp. y *Pseudolmedia* sp., que presentaron los mayores valores en la tasa mensual de incremento de hojas. *Spondias mombin*, *Dialium guianense*, *Cupania dentata* y *Guarea* sp. mostraron tasas negativas durante el período de evaluación.

La tasa de incremento mensual en el número de ramas sólo fue afectada por la covariable y por la especie (Cuadro 3. F). La prueba de comparación múltiple

de Tukey mostró que entre las especies sólo existieron claras diferencias entre *Erosimum* sp. y *Dialium guianense* con respecto a *Pseudolmedia* sp. y *Spondias mombin* (Cuadro 4F).

B. Juveniles.

El Cuadro 5 presenta los valores promedio iniciales del d.a.m. en cuatro condiciones sucesionales de todas las especies evaluadas. El análisis se realizó con información colectada al final del estudio en solamente tres condiciones, y para aquellas especies con número de muestra adecuados. Un análisis de covarianza mostró que la tasa de incremento en d.a.m. fue afectada significativamente por una de las covariables (d.a.m. inicial), pero no por la otra (índice de vecindario). Se detectaron diferencias significativas para los efectos principales de repetición y especie (Cuadro 6). No se encontró significancia para la interacción condición X especie. La prueba de comparación múltiple de Tukey para las medias por especie mostró un grupo homogéneo, aunque *Erosimum alicastrum* y *Poulsenia armata* presentaron valores relativamente altos (Fig. 13). La Fig. 14 muestra que *Erosimum alicastrum* y *Poulsenia armata* tuvieron los mayores incrementos en d.a.m. Además, *Erosimum alicastrum* presentó ese incremento en las tres condiciones sucesionales, mientras que *Poulsenia armata*, lo presentó en la selva madura. Especies como *Quararibea funebris*, *Protium copal*, *Calophyllum brasiliense*, *Dendropanax arboreus* y *Guarea* sp., tuvieron tasas de incremento en la condición de acahual arbóreo. *Guarea* sp. tuvo menores tasas de incremento conforme la edad sucesional (Fig. 14).

Cuadro 5. Valores iniciales (media \pm error estándar) de todas las especies y en tres condiciones serales, para el diámetro a un metro de altura en juveniles ($>$ de 1 m de altura, $<$ de 5 cm de d.a.p.). AAR = acahual arbustivo, ACA = acahual arbóreo, SMM = selva medianamente madura, SMA = selva madura, N = tamaño de muestra. En el análisis sólo se incluyeron aquellas especies que tuvieron tamaños de muestra mayores a 10 individuos.

Especies		N	d.a.m.
<i>Brosimum alicastrum</i>	ACA	16	0.66 \pm 0.13
	SMM	23	1.25 \pm 0.16
	SMA	14	1.04 \pm 0.18
<i>Calophyllum brasiliense</i>	ACA	26	0.83 \pm 0.11
	SMA	20	0.54 \pm 0.06
<i>Calophyllum sp.</i>	SMM	13	2.36 \pm 0.48
	SMA	5	2.22 \pm 0.33
<i>Dendropanax arboreus</i>	AAR	29	1.59 \pm 0.21
	ACA	21	1.02 \pm 0.15
	SMM	15	1.07 \pm 0.14
<i>Guarea sp.</i>	AAR	12	1.65 \pm 0.23
	ACA	22	1.05 \pm 0.21
	SMM	40	1.30 \pm 0.11
	SMA	27	1.53 \pm 0.18
<i>Protium copal</i>	ACA	25	0.83 \pm 0.12
	SMM	17	0.94 \pm 0.18
	SMA	12	1.12 \pm 0.22
<i>Poulsenia armata</i>	SMM	15	1.90 \pm 0.32
	SMA	11	2.18 \pm 0.34
<i>Quararibea funebris</i>	ACA	5	1.76 \pm 0.56
	SMM	14	2.78 \pm 0.33
	SMA	10	2.96 \pm 0.36
<i>Spondias mombin</i>	AAR	30	1.54 \pm 0.11

Cuadro 6. Análisis de covarianza sobre la tasa de incremento mensual de diámetro a un metro de altura (d.a.m.), para siete especies en tres condiciones sucesionales. Sólo se incluyen las especies que tuvieron un tamaño de muestra mayor a 10 individuos y que estuvieran representadas en por lo menos dos condiciones sucesionales.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g. l.	Cuadrados medios	F	P _ξ
Covariables					
d.a.m. inicial	117.56202	1	117.56202	28.71	.0001
índice vecindario	4.39706	1	4.39706	1.07	.3011
Efectos principales	126.98113	9	14.10901	3.45	.0005
Condición	19.44913	2	9.72456	2.37	.0952
Repetición	29.01148	1	29.01148	7.08	.0083
Especie	97.78346	6	16.29724	3.98	.0008
Condición X especie	30.78281	12	2.56524	0.63	.8190
Residual	1019.78400	249	4.09551		
Total	1298.49660	272			

Fig. 13. Tasa mensual de incremento en diámetro a un metro de altura (d.a.m.) en juveniles arbóreos

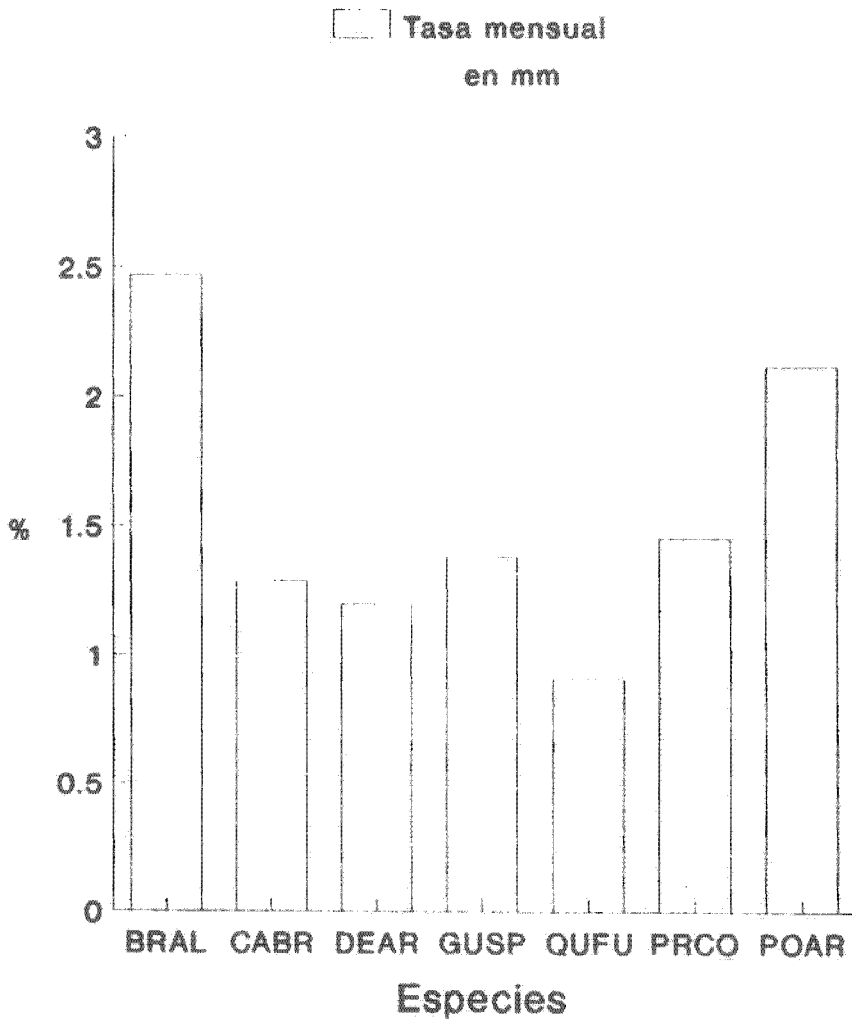
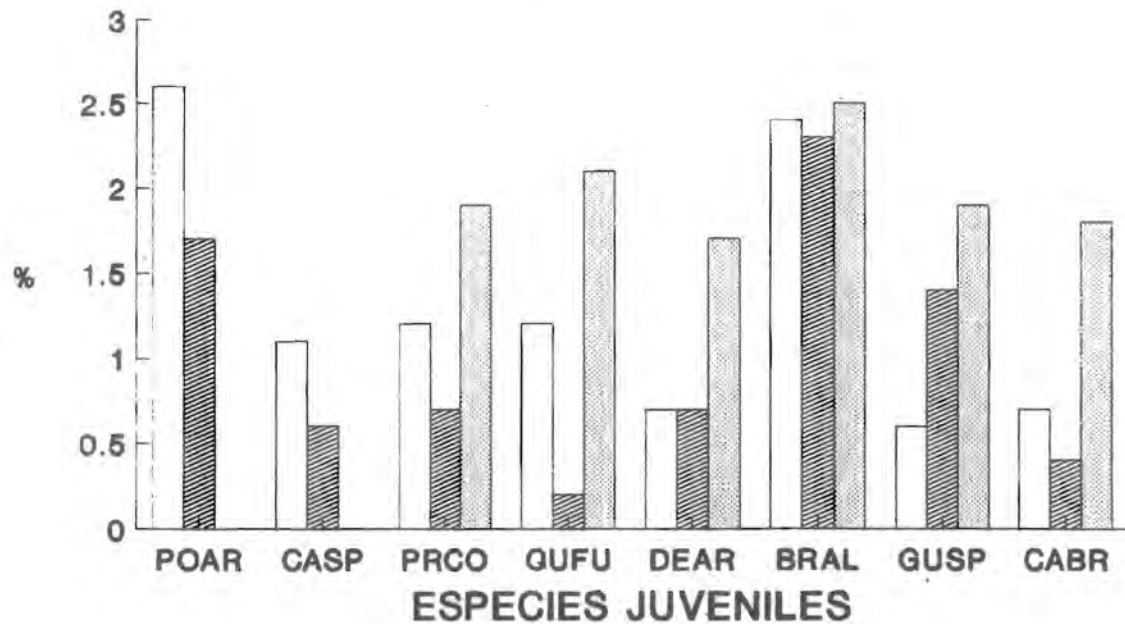


Fig. 14.

Tasa de incremento % en d.a.m. de juveniles arbóreos

en tres condiciones sucesionales

SMA SMM ACA



3. Supervivencia.

A. Plántulas.

La supervivencia de plántulas se evaluó durante el período de agosto-octubre de 1990 a julio de 1991. Durante ese tiempo se encontraron diferencias significativas entre las condiciones sucesionales ($G = 15.5$, g.l. = 2, $P < 0.0001$; Zar 1984). La mayor supervivencia se observó en el acahual arbustivo (82%) seguido de la selva medianamente madura (62%) y la menor en selva madura (55%). (Por disturbio ajeno al proyecto solamente se pudo disponer de una repetición de selva madura.).

El porcentaje de supervivencia de plántulas varió de 60% en *Dendropanax arboreus* en selva medianamente madura a un 95% en *Calophyllum brasiliense* en acahual arbóreo Fig. 15. No se encontraron diferencias significativas de supervivencia entre especies en acahual arbóreo ($G = 13.3$, g.l. = 9, $P > 0.10$), selva medianamente madura ($G = 6.4$, g.l. = 6, $P > 0.25$) o selva madura ($G = 3.2$, g.l. = 5, $P > 0.90$).

B. Juveniles.

Con la excepción de *Protium copal* en selva madura (86%), la supervivencia de juveniles arbóreos no fue menor al 94% para el resto de las especies en cualquier condición sucesional. No se efectuó ninguna prueba estadística para confirmar esta tendencia.

4. Luz fotosintéticamente activa.

La Fig. 16a-d. muestra los valores promedio por hora de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y porcentaje de motas de luz (*sunflecks*), al nivel del suelo, obtenidos de las 10:00 a las 14:00 horas en cuatro condiciones sucesionales los días 18 y 19 de abril de 1991.

Fig. 15 Sobrevivencia de plántulas en tres condiciones

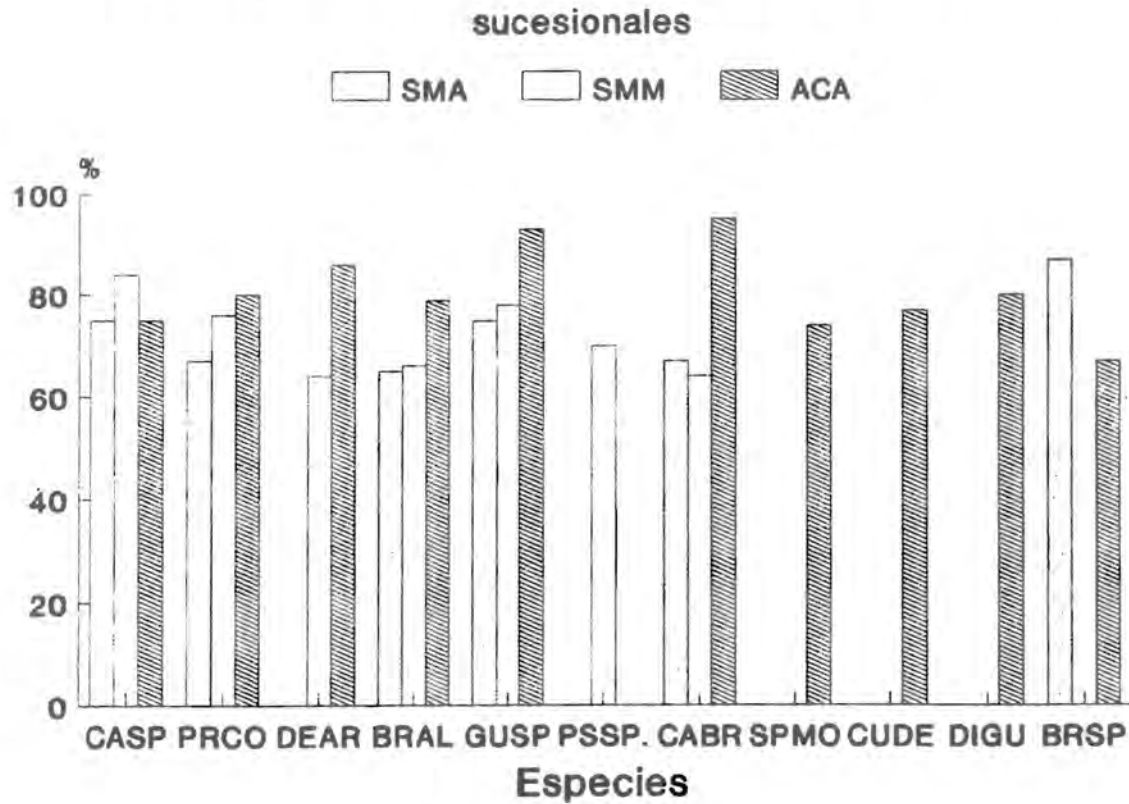


Fig. 16a. Luz fotosintéticamente activa (PAR:nanometros) y luz directa (SUN:micro armstrong/cm2/seg) en Acahual Arbustivo

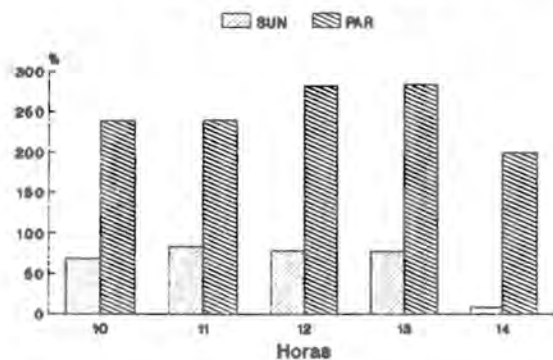


Fig. 16b. Luz fotosintéticamente activa (PAR:nanometros) y luz directa (SUN:micro armstrong/cm2/seg) en Acahual Arbóreo

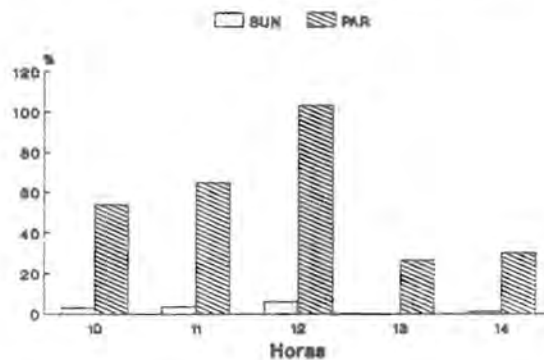


Fig. 16c. Luz fotosintéticamente activa (PAR:nanometros) y luz directa (SUN:micro armstrong/cm2/seg) en Selva Medianamente Madura

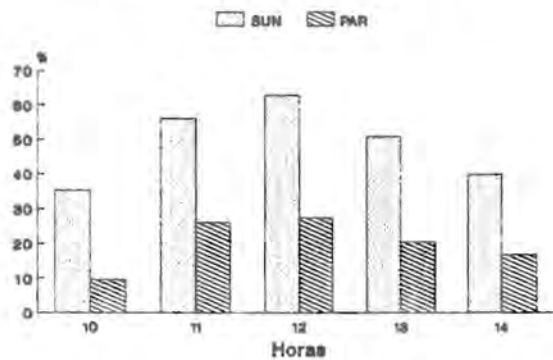
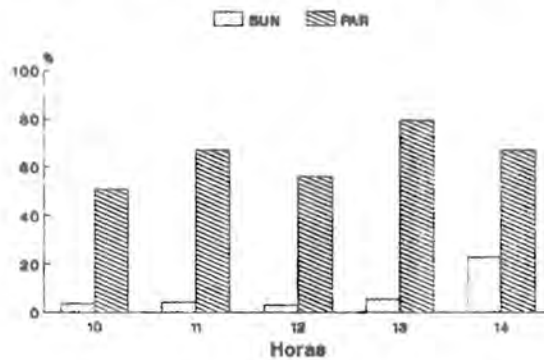


Fig. 16d. Luz fotosintéticamente activa (PAR:nanometros) y luz directa (SUN:micro armstrong/cm2/seg) en Selva Madura



Los valores de PAR registrados en el acahual arbustivo fueron notablemente mayores (>100%; >200 micro armstrong/cm²/seg) que los obtenidos en cualquier momento en las otras condiciones sucesionales (Fig. 16a). El acahual arbóreo mostró los valores de PAR más variables (desde ca. 20 micro armstrong/cm²/seg a las 13:00 horas hasta 110 micro armstrong/cm²/seg una hora antes), y los menores porcentajes de motas de luz intensa (<5%) (Fig. 16b). En las condiciones de selva medianamente madura y selva madura se registraron los menores valores de PAR (<80 micro armstrong/cm²/seg) (Fig. 16c-d). La amplitud de la temperatura durante las horas de evaluación (10:00-14:00 hs), en cada condición, ocurrió de la siguiente manera: acahual arbustivo 31.3-35.3 °C, acahual arbóreo 29.6-31.5 °C, selva medianamente madura 26.2-29.2 °C.

DISCUSION

1. Composición florística y estructura del vecindario.

La zona de Lacanjá-Chansayab y Bonampak ha estado expuesta a múltiples factores de disturbio humano severo (extracción de madera, ganadería extensiva, asentamientos humanos, uso tradicional del suelo y otros), lo que ha ocasionado un mosaico de comunidades sucesionales jóvenes, intermedias y maduras. Por otra parte, es posible encontrar en la región comunidades arboladas con grado variable de afectación por otras actividades humanas que tienen un impacto relativamente menor, tales como la recolección de leña y de "xate".

La alta diversidad de los ecosistemas tropicales es ampliamente reconocida (Johns 1986). Una de las teorías que trata de explicarla se basa en el efecto que tienen los disturbios naturales e inducidos ("hipótesis del disturbio moderado"; Connell 1978, Denslow 1980b, Christensen y Franklin 1967, Huston y Smith 1987, Swaine *et al.* 1987). La hipótesis propone que el disturbio ocasional o recurrente, si no es excesivo, afecta negativamente a las poblaciones de especies dominantes que al liberar recursos en los hábitats perturbados pueden permitir la ocurrencia de nuevas especies.

En este trabajo se encontró un alto número de especies vecinas cerca de los juveniles arbóreos marcados (118 especies diferentes dentro de las cuatro condiciones sucesionales). El acahual arbóreo tuvo el mayor número de especies. En parte, esto puede deberse a que en esta fase sucesional todavía se incluyen la mayoría de las especies propias de comunidades más tempranas, al tiempo que el microambiente en el interior (luminosidad, humedad relativa, recursos minerales disponibles; Fig. 16b), ya permite el reclutamiento y sobrevivencia de algunas especies arbustivas y arbóreas propias de fases serales tardías. Por otra parte, los acahuals arbóreos se localizaron en áreas en que estuvieron cercanas una variedad de fases sucesionales, que inclufan desde campos de cultivo hasta selvas

medianamente maduras, con la posibilidad de que los propágulos de un gran número de especies pudieran llegar a ellos.

Por su parte, los rodales de selva medianamente madura y selva madura estudiados en Lacanja estuvieron circundados por comunidades de edades serales avanzadas. El menor número de especies que presentaron los sitios posiblemente incluye un alto número de aquellas muy tolerantes a la menor luminosidad propias de etapas sucesionales avanzadas (Fig. 16c-d; Bazzaz y Carlson 1982, Canham 1989).

En cada una de las comunidades evaluadas existen especies que tienen una frecuencia relativamente alta de aparición y asociación con los individuos marcados en cada condición. Tal es el caso de *Rinorea* aff. *guatemalensis*, que fue la especie vecina más abundante en rodales maduros, medianamente maduros, y en menor proporción (50% menos con respecto a los sitios anteriores) en el acahual arbóreo. Esta especie tiene, al parecer, una amplia tolerancia a diversas condiciones de luz o niveles de otros recursos, lo que le permite participar desde las primeras etapas de los ambientes secundarios y no parece ser afectada negativamente por las condiciones medianamente maduras y maduras.

La información obtenida a partir de la evaluación del vecindario inmediato no pretende ser un reflejo de la diversidad total de cada rodal, ni tampoco describe las asociaciones o patrones de distribución de las especies (p. ej. Hubbell y Foster 1983, 1986, 1987). Sin embargo, los resultados sí sugieren que algunas especies (*Brosimum alicastrum*, *Calophyllum brasiliense*, *Dendropanax arboreus* y *Guarea glabra*) tuvieron altas frecuencias de asociación con vecinos conespecíficos, que pudieran corresponder a posibles patrones de distribución agregada (o con contagio) causados por un patrón de dispersión y germinación de semillas en las cercanías de los individuos reproductivos.

Se encontró que la distribución de diámetros de las especies vecinas tiene relación con la edad sucesional de la comunidad (Primack *et al.* 1985). Las plantas del acahual arbustivo y el acahual arbóreo tienen vecinos relativamente pequeños, en etapas iniciales de crecimiento (Figs. 1a-9a). Las comunidades seriales tardías presentan frecuentemente individuos vecinos con diámetros mayores a los 2-3 cm (Fig. 1a-8a), aunque en la época de fructificación son comunes las cohortes de plántulas en las cercanías del individuo progenitor. Además, en estas comunidades ocasionalmente se encuentran vecinos mayores de 15 cm (d.a.p.), debido a que existen especies con individuos reproductivos, y a que el dosel lo forman árboles mayores de 20 m de altura.

Por el contrario, la distribución de las distancias de los vecinos es inversamente proporcional a la edad sucesional. En los rodales jóvenes las plantas tienen vecinos muy cercanos (Fig. 3b y 5b), mientras que los rodales tardíos presentan vecinos con una distribución más amplia (Fig. 5b y 7b). Este distanciamiento aparente en comunidades tardías puede deberse al proceso de autoclareo del rodal mediante el efecto de factores ambientales (luz, disponibilidad de nutrientes, etc), y de interacciones como competencia, depredación, herbivoría y parasitismo. No se dispone todavía de información sistemática acerca del posible efecto del "manejo" que realizan los pobladores de la selva (chateros, cazadores, leñadores) sobre los patrones observables de densidad, distanciamiento, riqueza florística etc.

2. Crecimiento de plántulas y juveniles.

Las variables fueron evaluadas a partir de un tamaño de muestra diferente entre las especies de interés. Para algunas, como *Brosimum alicastrum*, *Calophyllum brasiliense*, *Dendropanax arboreus*, *Guarea glabra*, *Guarea* sp., fue relativamente fácil obtener un número de muestra adecuado en casi todos los

rodiales. Los individuos de *Dialium guianense*, *Protium copal*, *Poulsenia armata* fueron muy escasos y su localización en mapas se complicó con facilidad.

Al comparar la tasa mensual de incremento en diámetro a la altura de la base (d.a.b.), en altura y cobertura, se encontró el máximo crecimiento en especies consideradas "pioneras", como *Bursera simaruba* y *Dendropanax arboreus*, en las condiciones sucesionales tempranas (acahual arbustivo y acahual arbóreo). Los acahuales arbustivos y arbóreos reciben en la región lacandona un manejo tal mediante la extracción de leña y recolección de frutos y "xate" (Nations y Nigh 1980), que puede favorecer el crecimiento de este tipo de especies si responden a los efectos de "aclareo" en estos lugares.

La selva medianamente madura, donde se observó el menor incremento en d.a.b., es sin embargo, afectada por la presencia de "claros" en el dosel (Beatty 1984, Brokaw 1987, Canham 1988, Clark y Clark 1984). Durante el día existe cierta cantidad de luz disponible (Fig. 16c) que permite un crecimiento moderado de especies "tolerantes a la sombra" como *Erosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Guarea* sp. y *Pseudolmedia* sp. (Cuadro 4A). El dosel de la selva madura y del acahual arbóreo es similarmente denso y con baja disponibilidad de luz (Fig. 16b y d). Esto posiblemente limita el crecimiento de *Erosimum* sp., *Calophyllum brasiliense*, *Calophyllum* sp. y *Cupania dentata* (Cuadro 4A), especies que aunque tolerantes a la sombra requieren de un aporte de luz suficiente que les permita alcanzar su punto de saturación. En estas comunidades es difícil que *Spondias mombin* presente un incremento favorable en d.a.b., debido a que es una especie típicamente demandante de luz (Cuadro 4A). Una característica distintiva del dosel de la selva madura es que los claros, relativamente pequeños, no permiten un aporte de luz directa durante la mayor parte del día (Bazzaz y Carlson 1982, Terborgh 1985), lo que posiblemente limita el crecimiento de las plántulas de un gran número de especies.

La tasa de incremento en la longitud de la hoja más grande (LHMG) tiene relación con la capacidad fotosintética de las plantas y con su crecimiento (Mendoza *et al.* 1987, Terborgh 1985). Las condiciones de luz de las comunidades tempranas (Fig. 16a y b) ocasionaron una respuesta positiva en cuanto al incremento en LHMG. Las especies que participan desde las primeras etapas de la regeneración crecieron relativamente bien en tales condiciones, como fue el caso de *Cupania dentata*, *Dendropanax arboreus*, *Calophyllum brasiliense* y *Guarea* sp. (Cuadro 4. D y Fig. 12b-d).

La capacidad de renovar el follaje se relaciona con la eficiencia en el uso de luz durante la fotosíntesis (Wong *et al.* 1990). No fue posible evidenciar las diferencias en la tasa de incremento del número de hojas por condición sucesional, pero en el acahual arbustivo se observó la mayor tasa de incremento para especies como *Erosimum alicastrum* y *Dendropanax arboreus* (Fig. 12a y b). La alta producción de hojas en sitios relativamente jóvenes ha sido señalada anteriormente (Putz 1983), y se asocia con la calidad de los tejidos y en este caso con la disponibilidad de luz fotosintéticamente activa (Fig. 16a-d). *Spondias mombin*, *Dialium guianense*, *Cupania dentata*, *Calophyllum brasiliense* y *Guarea* sp. presentaron para esta variable tasas de incremento negativas (Fig. 12c y d), probablemente debido a la pérdida de hojas por herbivoría, efectos de las estaciones de secas y lluvias, o a que el crecimiento se da en otros órganos (tallo, sistema radical etc.). En la selva madura *Erosimum* sp. y *Protium copal* tuvieron un bajo incremento en número de hojas, en este caso posiblemente debido a la poca disponibilidad de luz (Fig. 16d), a efectos por herbívoros (Clark 1990) o por pérdida de las hojas (Bazzaz 1979).

Por último, el cambio en el número de ramas mostró poca resolución como indicadora del crecimiento en diferentes condiciones sucesionales. Sólo *Erosimum* sp. y *Dialium guianense* mostraron un marcado incremento de ramas en esta fase, y



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

es posible que las demás especies requieran de un mayor desarrollo para detectar cambios en esta variable asociada con la forma de su copa (King 1990).

El crecimiento de juveniles arbóreos evaluado con el diámetro a un metro de altura (d.a.m.) tuvo relación con el diámetro inicial de los individuos marcados. Los individuos pequeños (1 a 3 cm d.a.m.) tuvieron tasas de incremento altas pero con gran variación, mientras que los individuos grandes (4 a 5 cm de d.a.m.) mostraron tasas menores, de manera semejante a lo que encontraron Clark (1990) y Primack *et al.* (1985).

El índice de vecindario se utilizó como una covariable para ajustar la respuesta en d.a.m. Sin embargo, no se encontró efecto de esta variable sobre la tasa de incremento y ello puede deberse a que (1) el nivel de resolución logrado con dicho índice bajo la forma en que se calculó es insuficiente para obtener una relación aparente con el incremento de las variables en un año de observación, y (2) las interacciones competitivas entre individuos contiguos son relativamente débiles y difíciles de detectar, sobre todo en las fases tempranas de crecimiento, como lo han sugerido Augspurger (1984) y Goldberg (1987).

No obstante que parecen existir diferencias en el microambiente lumínico entre las condiciones sucesionales estudiadas (Fig. 16a-d), el análisis de covarianza no detectó efecto alguno de la condición sucesional sobre la tasa de incremento en d.a.m. para las siete especies evaluadas (Cuadro 6). Esto puede deberse a que durante un año de observación no alcanzan a manifestarse las posibles diferencias entre las especies en las diferentes etapas serales. Sin embargo, *Brosimum alicastrum* y *Poulsenia armata*, que son especies consideradas como elementos importantes del tipo de selva estudiadas, además de crecer bien en suelos calcáreos, con pendientes suaves o planicies, como sucede en la región de Lacanja, se separaron de las demás especies por sus mayores valores en d.a.m. (Figs. 13 y 14).

3. Sobrevivencia de plántulas y juveniles.

Existe una gran variedad de factores mencionados en la literatura que pueden ser catalogados como reguladores del número poblacional. Entre otros se encuentran la composición florística, la luz disponible, la humedad, las interacciones y efectos competitivos entre vecinos, la caída de ramas, hojarasca, árboles, compactación de suelo, deslaves e inundaciones, etc. (Augsburger 1984, Clark y Clark 1989, Connell *et al.* 1984, Lieberman *et al.* 1985, Lorimer 1981). Estos factores se presentan en mayor o menor medida en cada rodal, y afectan la tasa de sobrevivencia de las especies. En este trabajo se encontró que la mayoría de los acahuals arbustivos y arbóreos en la región de Lacanjá-Chansayab presentan riesgos de muerte para las plantas asociados directamente con las actividades humanas (recolección de leña, pastoreo, aclareo con machete, pisoteo etc.), además de sequía y compactación del suelo en "época de secas", y efectos de ensombrecimiento durante el proceso de la sucesión. Por otro lado, en las comunidades tardías de la región de Lacanjá y Bonampak, los riesgos de muerte más comunes están relacionados con caída de ramas, árboles y ahogamiento por hojarasca, además de que puede aumentar el riesgo por herbivoría, parasitismo e infección. La fase de plántula representa un filtro regulador del número poblacional; no obstante, en este estudio se encontró una alta sobrevivencia de todas las especies (Fig.15).

La tasa de sobrevivencia de los juveniles de las especies arbóreas en todas las condiciones no fue menor al 94% durante el período de evaluación. Esto sugiere que una vez superados los riesgos en edades previas en estos los individuos pueden mantenerse por más tiempo en estos lugares (Lieberman *et al.* 1985).

CONCLUSIONES

1. Las especies estudiadas en la fase de plántula, mostraron incremento relativamente mayor en un año de evaluación a diferencia de los juveniles.
2. Las condiciones de luz evaluadas en los diferentes sitios, permiten suponer diferencias permanentes entre las condiciones sucesionales estudiadas.
3. Las respuestas de las tasas de incremento en plántulas y juveniles, en los sitios de estudio y con las variables evaluadas, permiten confirmar en base a la información previa que (*Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Cupania dentata*) son especies sucesionalmente tempranas en esta zona, mientras que (*Protium copal*, *Poulsenia armata*, *Dialium guianense* y *Calophyllum brasiliense*) se presentan preferentemente en fases tardías. *Brosimum alicastrum* y *Guarea* sp. mostraron respuestas relativamente plásticas en sus tasas de incremento.
4. El crecimiento individual esta influenciado por las condiciones limínicas, de humedad, recursos disponibles, etc. de cada rodal o sitio, las cuales pueden ser naturales o inducidas por la acción del hombre.
5. La sobrevivencia entre las especies a nivel de plántula fue alta, aunque varió de 60% al 94%. Para el caso de juveniles esta nunca fue menor al 95%, lo que sugiere amplia tolerancia de las especies evaluadas en todas las condiciones sucesionales.
6. El efecto de vecindario merece mayor definición metodológica y mayor duración en su evaluación.

LITERATURA CITADA

- Aarssen, W.L. (1989). Competitive ability and species coexistence: a "plant's-eye" view. *Oikos*, **56**,386-401.
- Anónimo. (1974). *Estudio de Gran Visión de la Zona Lacandona, Chiapas*. Secretaría de la Presidencia. Comisión de Estudios del Territorio Nacional (CETENAL). pp.10-96,México.
- Augsburger, C.K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology*, **65**,1705-1712.
- Augsburger, C.K. & Kelly, K.C. (1984). Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia, Berlin* **61**,211-217.
- Balboa, J.(1991). Las cuatro fronteras de la Selva. *México Indígena*, **21**,69-78.
- Barajas, M.J., Rabollar, D.S. & Echenique-Manrique, R. (1979). Anatomía de maderas de México. No. 2. Veinte especies de la Selva Lacandona. *Biótica*, **4**,163-193.
- Bazzaz, F.A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**,351-371.
- Bazzaz, F.A. (1983). Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. *Disturbances and Ecosystems, Ecological Studies 44* (Ed. by H.A. Mooney & M. Godron), pp.259-275. Springer-Verlag, Berlin.
- Bazzaz, F.A., & Pickett, S.T.A. (1980). Physiological ecology, disturbance, and ecosystem recovery. *The Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. (Ed. by E.D. Schulze & H. Zwolfer), pp.1-44. Springer-Verlag, New York.

- Bazzaz, F.A. & Carlson, R.W. (1982). Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plant. *Oecologia Berlin* 54,313-316.
- Beatty, S.W. (1984). Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65,1406-1419.
- Brokaw, N.V.L. (1985a). Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. (Ed by S.T.A. Pickett & P.S. White), pp.52-69. Academic Press, New York.
- Brokaw, N.V.L. (1985b). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66,682-687.
- Brokaw, N.V.L. (1987). Gap phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75,9-20.
- Brokaw, N.V.L. & Scheiner, S.M. (1989). Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70,9-19.
- Brown, S. & Lugo, E.A. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6,1-32.
- Calzada, I. y Valdivia, P.E. (1979) Introducción al estudio de la vegetación de dos zonas de la Selva Lacandona, Chis., Mexico. *Biotica*, 4,149-163.
- Canham, C.D. (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, 69,1634-1637.
- Canham, C.D. (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 69,1634-1637.
- Christensen, N.L. & Franklin, J.F. (1967). Small-scale disturbance in forest ecosystems: a review of a workshop on forest gaps. *Bulletin of Ecological Society of America*. 68,51-53.

- Clark, J.S. (1990). Integration of ecological levels: individual plant growth, population mortality and ecosystem processes. *Journal of Ecology*, **78**, 275-299.
- Clark, D.B., & Clark, D.A. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Jansen-Connell model. *American Naturalist*, **124**, 769-788.
- Clark, D.B., & Clark, D.A. (1985). Seedling dynamics of a tropical tree: Impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, **66**, 1884-1892.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of neotropical rain forest. *Oikos*, **55**, 225-230.
- Clements, F.E. (1916). *Plant succession, an Analysis of the Development of Vegetation*. Publication No. 241, Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Connell, J.H., & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Connell, J.H., Tracey, J.G. & Webb, L.J (1984). Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs*, **54**, 141-164.
- Daniel, T.W., Helm, J.A. & Baker, P.S. (1982). *Principios de Silvicultura*. McGraw-Hill. 2a ed., pp.59-149 México.
- Denslow, J.S. (1980a). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, **12** (supplement), 47-55.
- Denslow, J.S. (1980b). Patterns of plant species diversity during succession under different regimes. *Oecologia, Berlin*, **46**, 18-21.

- Denslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18,431-451.
- Drury, W.H. & Nisbet, C.T. (1973). Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54, 331-368.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts: I. initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4,412-417.
- Fenner, M. (1987). Seedlings. *New Phytologist*, 106 (supplement),35-47.
- Foster, D.R. (1988). Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. *Journal of Ecology*, 76,135-151.
- García, E. (1988). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Cuarta edición*. Offset Laricos, pp.220, México.
- Guevara, S.S. (1986). Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forest. *Acta Universitaria. Uppsala*, 48,1-25.
- Gill, D. S. & Marks, P. L. (1991). Tree and shrub seedling colonization of old field in Central New York. *Ecological Monographs*, 61,183-205.
- Gleason, H.A. (1927). Further views on the succession concept. *Ecology*, 7,247-390.
- Goldberg, D.E. (1982). The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre. Mexico and a general model. *Ecology*, 66,503-511.
- Goldberg, D.E. (1987). Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology*, 68,1211-1223.
- Gómez-Pompa, A., & Del Amo, R.S. (1985). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos/Alhambra, pp.465, México.

- Gómez-Pompa, A., Flores, S. & Sosa, V. (1987). The "Pet Kot": a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia*, 12,10-15.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1983). Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. *Tropical rain forest: ecology and management* (Ed by S.L. Sutton, T. C. Whitmore, & A.C. Chadwick), pp25-41. Blackwell Scientific, Oxford England.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1986). Commonnes and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. *Conservation biology*. (Ed by M. Soule),pp205-231, Sunderland, Massachusetts.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1987). Spatial and temporal heterogeneity in a tropical forest. *Abstract Bulletin of the Ecological Society of America* 68,327.
- Huston, M. & Smith, T. (1987). Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, 130,168-198.
- Johns, R.J. (1986). The instability of the tropical ecosystem in New Guinea. *Blumea*. 31,341-371.
- King, A. D. (1990). The adaptative significance of tree height. *The American Naturalist*. 6,809-828.
- Lang, G.E. & Knight, D.H. (1983). Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*. 64,1075-1080.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*. 3,347-358.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Feralta, R. (1985). Mortality patterns and stand turnover rates in wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 73,915-924.

- Lobato González, R. (1981). La Reserva de la Biosfera Montes Azules, estado actual y perspectivas. Alternativas para el uso del suelo en áreas forestales del trópico húmedo. *SARH/INIF*, pp. 9-44 México.
- Lorimer, C.G. (1981). Survival and growth of understory trees in oak forest of the Hudson Highlands, New York. *Canadian Journal of Forest Research*, 11, 689-695.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Rankin, J.M., & Schubart, H.O.R. (1983). Ecological dynamics of tropical forest fragments. *Tropical Rain Forest: ecology and management*, (Ed by S.L. Sutton, T.C. Whitmore, & A.C. Chadwick), pp.377-384 Blackwell, Oxford.
- Mack, R.N. & Harper, J.L. (1977). Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *The Journal of Ecology*, 65, 345-364.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II* (Ed. by A. Gómez-Pompa & S. del Amo), pp. 191-239. INIREB-Alhambra, México.
- Mauricio Leguizamo, J.M., Valladares Arjona, R. & García Juárez, H. (1985). *Lacandona: Una incorporación anárquica al desarrollo nacional*. San Cristobal de las Casas, Chiapas. CIES.
- McConaughay, K.D.M. & Bazzaz, F.A. (1990). Interactions among colonizing annuals: is there an effect of gap size? *Ecology*, 71, 1941-1951.
- McIntosh, R.P. (1981). Succession and ecological theory. *Forest Succession Concepts and Application*. (Ed by D.C. West, H.H. Shugart & D.B. Botkin), pp. 75-98, Springer-Verlag, New York.

- Meave del Castillo, J. (1990). Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. *Serie Arqueología. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D. F.*
- Mendoza, A., Piñero, D. & Sarukhán, J. (1987). Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocarium mexicanum*. *Journal of Ecology*, 75, 545-554.
- Miller, T.E. & Werner, P.A. (1987). Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology*, 68, 1201-1210.
- Miranda, F. (1961). Tres estudios botánicos en la Selva Lacandona. Chiapas. México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 26, 133-176.
- Miranda, F. y Hernández X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-178.
- Nations, J.D. & Nigh, R.B. (1980). The evolutionary potential of Lacandon Maya sustained-yield tropical forest agriculture. *Journal of Anthropological Research*, 36, 1-30.
- Oberbauer, F.S. & Donnelly, A.M. (1986). Growth analysis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *New Phytologist*, 104, 517-521.
- Oyama, K. y Mendoza, A. (1990). Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Botropica*, 22, 119-123.
- Pacala, S.W. & Silander Jr., J.A. (1990). Field tests of a neighborhood population dynamic model of two annual weed species. *Ecological Monographs*, 60, 113-134.
- Pearcy, R.W. (1983). The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia (Berlin)*, 58, 26-32.
- Peet, R.K. & Christensen, N.L. (1980). Succession: a population process. *Vegetatio*, 43, 131-140.

- Pennigton, T.D. & Sarukhán, J. (1968). *Manual para la Identificación de Campo de los Principales Árboles Tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales-FAO, Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, pp. 413.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. pp. 400. Academic Press, New York.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Aronson, J.J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53, 335-371.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chain, P. & Lee, H.S. (1985). Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology*, 66, 577-588.
- Putz, F.E. (1983). Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64, 1069-1074.
- Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. & González-Espínosa, M. (1990). *El Medio Natural de la Región de Bonampak, Selva Lacandona, Chiapas*. Informe Técnico entregado a la Subdirección de Registro Público de Monumentos y Zonas Arqueológicas. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, pp.15.
- Rice, B. & Westoby, M. (1982). Heteroecious rusts as agents of interference competition. *Evolution Theory*, 6, 43-52.
- Steel, D.G.R. & Torrie, H.J. (1981). *Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach*. McGraw-Hill, New York, pp.401-434.
- Streng, D.R., Glitzenstein, J.S. & Harcombe, P.A. (1989). Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, 59, 177-204.
- Swaine, M.D., Hall, J.B. & Alexander, L.J. (1987). Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology*, 3, 331-345.

- Terborgh, J. (1985). The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *The American Naturalist*, 6, 760-776.
- Turner, I.M. (1990). Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica*, 22, 155-159.
- Uhl, C., Clark, H., Clark, K.K. & Maquirino, P. (1982). Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica*, 14, 249-254.
- Vázquez-Yanes, C. (1980). Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rain forest in Mexico. *Phyton*, 38, 33-35.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1982). Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree *Heliocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiologia Plantarum*, 56, 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1986). Dispersal of seeds by animals: effect of light-controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. *Frugivores and seed dispersal*. (Ed by A. Estrada & T.H. Fleming), pp. 71-78. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Weiner, J. (1982). A neighborhood model of annual plant interference. *Ecology*, 63, 1237-1241.
- Werner, P.A. & Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.) *Ecology*, 58, 1103-1111.
- White, S.P. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45, 229-299.
- Whitmore, T.C. (1982). On pattern and process in forest. *The Plant Community as a Working Mechanism*. British Ecological Society Special Publication No. 1. (Ed by E.I. Newman), Blackwell, Oxford, pp.45-59.

- Wilson, S.D. & Tilman, D. (1991). Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 72, 1050-1065.
- Wong, M., Wright, S.J., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1990). The spatial pattern and reproductive consequences of outbreak defoliation in *Quararibea asterolepis*, A tropical tree. *Journal Ecology*, 78, 579-588.
- Yeanton, R.I. (1978). A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahua Desert. *Journal of Ecology*, 66, 651-656.
- Zar, H.J. (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, pp.70-72.

Apéndice I. Listado completo del vecindario inmediato a los juveniles arbóreos marcados en tres condiciones sucesionales. Las especies no determinadas mantiene el número de catálogo del herbario de CIES-San Cristóbal.

SELVA MADURA		SELVA MED. MADURA		ACRUAL ARBOREO	
ESPECIES	No DE IND.	ESPECIES	No DE IND.	ESPECIES	No DE IND.
Rinorea spp.	93	Rinorea spp.	127	Guarea glabra	101
Guarea spp.	40	Guarea spp.	33	Rinorea spp.	45
Chamaedora ernesti-augustii	23	Psychotria limonensis	28	Calophyllum brasilense	33
Quararibea spp.	21	Piper spilorhachis	23	Guarea spp.	28
Guarea glabra	18	Chamaedora ernesti-augustii	20	PIPERACEAE	23
Piper spilorhachis	14	Protium copal	20	Protium copal	21
Cytopetalum penduliflorum	13	Brosium alicastrum	18	Psychotria chiapensis	21
Quararibea funebris	12	Dendropanax arboreum	17	Dendropanax arboreum	21
Poulsenia armata	12	Trophis racemosa	13	Brosium alicastrum	20
Psychotria limonensis	8	Poulsenia armata	12	Trichillia	17
Psychotria chiapensis	8	Trichillia brevifolia	12	Spondias sombia	14
Brosium alicastrum	7	Psychotria chiapensis	10	RUBIACEAE	14
Pseudolaedia spp.	6	PIPERACEAE	9	Psychotria limonensis	12
Protium copal	5	Quararibea funebris	8	Quararibea funebris	12
Calophyllum brasilense	5	Guarea glabra	8	LAIURACEAE	10
	121	Dialium guianense	7	Acalypha diversifolia	10
MYRTACEAE	5	Pseudolaedia spp.	6	Chamaedora ernesti-augustii	10
Dendropanax arboreum	4	GUTTIFERAE	5	MELASTOMATACEAE	9
Ardisia nigrescens	4	Pouteria sapota	5		5
Bunchosia lanceolata	4	Piper spp.	5		121
Trichillia brevifolia	3	Geonoma spp.	5		381
Pouteria sapota	3		121	Piper spilorhachis	8
Casearia corymbosa	2	Hampea mexicana	5	MYRTACEAE	7
GUTTIFERAE	2	MYRTACEAE	5	Trichillia brevifolia	6
Dialium guianense	2	Spondias sombia	5	Hampea mexicana	6
PIPERACEAE	2	EUFORBIACEAE	4		204
LAIURACEAE	2	Calophyllum brasilense	4	Cytopetalum penduliflorum	5
PALMAE	2		5	GUTTIFERAE	5
RUBIACEAE	2	Nectandra ambigens	3		220
Piper spp.	2	Ardisia nigrescens	3	EUFORBIACEAE	5
RUBIACEAE	1	RUBIACEAE	3	Cupania dentata	5
Chamaedora spp.	1	Rhynchosia sp.	3	LEGUMINOSAE	3
	163	Cytopetalum penduliflorum	3	Ficus insipida	3
	5	Quararibea spp.	3	Bunchosia lanceolata	3
Nectandra ambigens	1	Acalypha diversifolia	3	ACANTACEAE	4
SOLANACEAE	1	LAIURACEAE	3	Nectandra ambigens	4
MELASTOMATACEAE	1	Esquizolobium paraibua	2	Garcia parviflora	4
PIPERACEAE	1		10	RUBIACEAE	4
Psychotria marginata	1		104	Cecropia spp.	4
LEGUMINOSAE	1		377	Psychotria pubescens	3
Trophis racemosa	1	PALMAS	1		223
Hampea mexicana	1	MELASTOMATACEAE	1		335
Geonoma spp.	1	Randia armata	1	Psychotria marginata	3
Quararibea sessiliflora	1	Didioanax morototoni	1	Heliocarpus donell-smithii	3
Cupania dentata	1	Ficus sp.	1		379
		Deherania smaragdina	1	Pseudolaedia spp.	2
			204	RUBIACEAE	2
			40	Esquizolobium	2

Trichilia spp.	1	Cestrum nocturnum	2
		SAPINDACEAE	2
			383
		Chaecedora spp.	1
		Pouteria sapota	1
		MALVACEAE	1
		Quararibea sessiliflora	1
		ANACARDACEAE	1
		Piper spp.	1
		Dialium guianense	1
		MELASTOMACEAE	1
		Acayona diversifolia	1
		LEGUMINOSAE	1
			377
		Quararibea spp.	1
		POLYPODIACEAE	1
		Poulsenia armata	1
			358
			158
			185
		Brosimum alicastrum	1
			41